

BULLETIN BIOLOGIQUE

(Précédemment, BULLETIN SCIENTIFIQUE)

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME LI



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, Soho-Square, 37.

BULLETIN BIOLOGIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME LI

1917

Comité de rédaction :

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

CH. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Gand).

CH. PÉREZ (Paris).

ET. RABAUD (Paris).

TABLE

TRAVAUX ORIGINAUX

DEHORNE (LUCIENNE). — Formation du sac ovigère et fécondation des œufs chez la <i>Myrianida pinnigera</i> Montagu (4 fig. dans le texte).	431
GUYÉNOT (EMILE). — Recherches expérimentales sur la vie aseptique d'un organisme en fonction du milieu (6 fig. dans le texte et pl. I à IV)	1
LAMEERE (AUG.). — Contributions à la connaissance des Dicyémides : Deuxième partie (56 fig. dans le texte)	347
LICHTENSTEIN (JEAN-L.) et PICARD (FRANÇOIS). — Etude morphologique et biologique du <i>Sycosoter lavagnei</i> , Hecabolide parasite de l' <i>Hypoborus ficus</i> (33 fig. dans le texte)	440
MASSART (JEAN). — Sur la polarité des organes végétaux (8 fig. dans le texte).	475
PICARD (F.) (Voir LICHTENSTEIN et PICARD).	
RABAUD (ETIENNE). — Félix Le Dantec (avec un portrait)	
RABAUD (ETIENNE). — Notes sur l'instinct de <i>Mellinus arvensis</i> et ses rapports avec celui des autres Sphégiens.	331
ROUBAUD (E.). — Le venin et l'évolution paralysante chez les Hyménoptères prédateurs.	391
ROUBAUD (E.). — Précision sur <i>Phormia azurea</i> , muscide à larves hétophages parasites des Oiseaux d'Europe (pl. V.)	240

Le tome LI a été publié en 3 fascicules sortis des presses aux dates ci-après :

- FASCICULE 1 (pages 1 à 136) 14 août 1917.
- FASCICULE 2-3 (pages 137 à 346) 15 déc. 1917.
- FASCICULE 4 (pages 347 à 484) 15 avril 1918.

FÉLIX LE DANTEC

(1869-1917)

Lorsque, en 1893, parut la *Matière vivante*, le nom de Félix LE DANTEC ⁽¹⁾ sortit aussitôt de l'obscurité. Pour beaucoup d'entre nous, ce livre fut une révélation ; il donnait un corps à des idées imprécises qui se dégageaient péniblement de données expérimentales présentées, par leurs auteurs, sous une forme presque exclusivement descriptive. Nous trouvions, clairement exprimée, « l'interprétation purement mécanique de l'activité totale d'un être vivant » ; le langage individualiste « qui fait de l'individu le sujet du verbe » cessait, enfin, de servir à la narration des phénomènes biologiques : ce livre renfermait toute une méthode : il était le premier essai systématique d'une étude scientifique de la vie.

L'auteur avait à peine 26 ans. Mais depuis plusieurs années déjà il méditait sur ces questions. D'abord orienté vers les mathématiques, il se sentit attiré par les sciences naturelles et suivit le suggestif enseignement d'Alfred GIARD.

(1) LE DANTEC (Félix-Alexandre) naquit à Plougastel-Daoulas (Finistère), le 16 janvier 1869. Reçu à l'Ecole normale supérieure en 1885, il devient, en 1888, préparateur à l'Institut Pasteur. En 1889, il est attaché à la mission Pavie, chargée de délimiter les frontières du Siam et de l'Annam ; en 1892 il va organiser l'Institut Pasteur de Sao Paulo (Brésil). A son retour, il est nommé maître de conférences à la Faculté des Sciences de Lyon (1893), permuta trois ans après et rentre à Paris comme préparateur à la Sorbonne (P. C. N.). En 1899 il est chargé d'un cours d'Embryologie générale, transformé ultérieurement en cours de Biologie générale (1908).

Rapidement, il aperçut les divers aspects de la Biologie et, tout de suite, s'arrêta à l'étude la plus séduisante, mais la plus difficile, celle du déterminisme des phénomènes vitaux. Sa thèse, parue en 1891, manifeste nettement sa tendance : elle traite de « la digestion intra-cellulaire chez les Protozoaires ». LE DANTEC s'y montre à la fois expérimentateur ingénieux, observateur clairvoyant et réfléchi ; il étudie le mode de formation et la signification des vacuoles digestives, les modifications physiques et la tension superficielle du liquide, la sécrétion d'acide dans les vacuoles, les relations des substances ingérées avec le sarcode, les transformations qu'elles subissent, leurs parties assimilées et leurs parties rejetées. Ce n'est point de la description pure : l'auteur recherche avant tout le mécanisme de tous ces phénomènes. Il constate que l'ingestion dépend de la tension superficielle au contact du sarcode et du liquide et que « de cette tension superficielle dépend également le sort du corps ingéré pendant les premiers instants qui suivent son ingestion » ; il constate encore que les corps étrangers ont d'autant plus de chances d'être ingérés et conservés dans le corps d'une Amibe que la tension superficielle est plus faible, quelle que soit la valeur nutritive du corps étranger. Cette remarque tire toute son importance de ce fait que la sécrétion d'un acide et d'une diastase, s'accumulant autour du corps étranger, fait rapidement décroître la tension du sarcode au contact du liquide de la vacuole. Quant à ce liquide, il n'est autre chose qu'une goutte du liquide extérieur englobée en même temps que le corps étranger.

LE DANTEC reprend et complète ces recherches en 1894 dans ses « Etudes biologiques comparatives sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce ». Il y étudie plus spécialement le phénomène d'assimilation.

Dès ce moment, avec une rigoureuse logique et une étonnante puissance de déduction, LE DANTEC s'applique à trouver l'explication des phénomènes et procède à l'analyse exacte qui, seule, peut le conduire au but : la *Matière*

vivante renferme les premiers résultats obtenus. Instruit par ses propres recherches, très au courant des données, alors nouvelles, de la Bactériologie, il montre comment les propriétés diverses des organismes se ramènent à des propriétés physiques et chimiques.

Au seuil de son analyse, le terme de *vie* lui-même l'arrête, car il s'aperçoit que ce terme n'a pas toujours le même sens. La vie des êtres pluri-cellulaires ne saurait être comparée à la vie des êtres uni-cellulaires. Les premiers sont relativement simples ; par leur réunion ils forment les seconds, de sorte que la vie de ceux-ci est la résultante d'une infinité de *vies élémentaires*. Dès lors, l'étude des phénomènes vitaux se ramène à l'étude des phénomènes de la *vie élémentaire* ; et quand on les connaîtra, un léger effort permettra de connaître les phénomènes de la vie des êtres plus complexes. De là, toute l'importance qui s'attache aux recherches sur les Protozoaires et les Bactéries dont F. LE DANTEC a su si bien tirer parti dans le développement de sa conception de la Biologie.

Le phénomène essentiel de la vie élémentaire, celui qui domine tous les autres, est l'assimilation, résultat des échanges de l'organisme avec son milieu. Dans des conditions favorables, l'assimilation aboutit à la formation de quantités nouvelles de sarcode, l'organisme reste semblable à lui-même ; il se débarrasse des produits secondaires, déchets des réactions chimiques. L'ensemble de ces réactions se résume dans la formule :

$$a + Q = \lambda a + R$$

qui est l'équation de la vie élémentaire dans les conditions favorables, à la « condition n° 1 ». En dehors de cette condition, le sarcode se détruit en tout ou partie et l'organisme se trouve à la « condition n° 2 » qui peut aboutir à la mort.

Lorsque l'organisme se trouve à la condition n° 1, à quel moment précis va-t-il assimiler ? C'est ici qu'intervient la plus ingénieuse, la plus discutée, mais aussi la plus féconde

des déductions de LE DANTEC. Suivant l'opinion classique, tout organisme qui fonctionne use sa substance et ne répare ses pertes qu'en revenant à l'état de repos. En réalité, dit LE DANTEC, c'est exactement le contraire qui se produit, l'organisme se détruit pendant tout le temps qu'il ne fonctionne pas et se reconstitue durant ses périodes d'activité. Pour s'en convaincre, d'ailleurs, ne suffit-il pas de constater que tout organe au repos s'atrophie, que tout organe qui fonctionne s'hypertrophie? L'assimilation a donc lieu pendant que l'organisme travaille.

Mais l'assimilation entraîne la production d'une quantité considérable de déchets qui, en s'accumulant, finissent par modifier les échanges. L'organisme ne se trouve plus à la condition n° 1, il y a fatigue; le fonctionnement s'arrête, période de repos durant laquelle les déchets s'éliminent, en même temps, du reste, que l'organisme perd une parcelle de sa substance. Cette élimination terminée, le fonctionnement reprend et l'assimilation s'effectue de nouveau.

Un organisme ne persiste donc que s'il fonctionne. Mais alors, plus il fonctionne, mieux il le fait; le travail d'aujourd'hui préparé par celui d'hier, prépare celui de demain: d'une façon plus générale, l'état d'un organisme, sa manière d'être à un moment donné s'expliquent par ses manières d'être et ses états antérieurs, par les *habitudes* que lui donne la continuité de son fonctionnement.

L'assimilation permet ainsi de comprendre les diverses circonstances de la vie individuelle; elle donne aussi la clé de la variation, de l'acquisition de caractères nouveaux et de leur transmission héréditaire. Toute variation résulte d'un changement intervenu dans la constitution chimique de l'organisme; mais aucun changement de ce genre ne se produit tant que dure la condition n° 1, c'est-à-dire tant que l'assimilation fonctionnelle s'effectue normalement. Au contraire, dès que l'organisme se trouve à la condition n° 2, il n'assimile plus, ou ne le fait que d'une manière anormale; une partie de lui-même disparaît alors, ou se transforme.

Si le processus se prolonge, la mort s'ensuit ; mais si l'organisme modifié retrouve à temps la condition n° 1 relative à sa nouvelle constitution, celle-ci persiste. Persistera-t-elle chez les descendants ? Certainement, dit LE DANTEC, car aucune variation ne demeure locale ; entre les diverses parties de l'organisme existent des corrélations étroites et tout changement porte sur l'ensemble, qui acquiert ainsi une propriété nouvelle : l'acquisition sera d'autant plus solide que l'assimilation durera dans les mêmes conditions. De toutes façons l'hérédité porte sur des propriétés et non sur des caractères, formule excellente et profonde.

Tout se tient ainsi, dans le système de LE DANTEC, et l'analyse se déroule avec une impeccable logique, sans s'égarer un seul instant. L'analyse, cependant, ne suffit pas. Sans doute, elle est le point de départ obligé, elle fournit les matériaux d'étude et met en évidence les faits essentiels ; mais elle ne donne pas toujours le lien qui rattache les faits entre eux. Ces liens, la synthèse seule les donnera. Tous les efforts de LE DANTEC ont tendu à faire cette synthèse nécessaire et il en a présenté un premier exposé dans la *Science de la vie*. Il y reprend une à une ses précédentes démonstrations et les présente sous forme de théorèmes. Il montre comment il faut envisager l'organisme dans son ensemble, au lieu d'imaginer une série de particules indépendantes et interchangeableables, et comment tous les phénomènes s'accordent mieux avec cette conception globale qu'avec la conception contraire.

Ces conceptions qui s'opposent sont en réalité deux méthodes : tandis que l'une se préoccupe avant tout du déterminisme des phénomènes, l'autre se contente d'attribuer à des particules imaginaires des propriétés purement conventionnelles, accumulant des hypothèses en manière d'explications. La Biologie ne peut être une science que si elle utilise la méthode scientifique, si elle s'applique à rechercher un déterminisme scientifique. Ainsi comprise,

du reste, la Biologie embrasse nécessairement et permet d'expliquer tout ce qui touche à l'activité des êtres vivants ; elle va de la physiologie à la psychologie ; elle passe de la vie individuelle à la vie sociale. F. LE DANTEC ne s'est point dérobé aux conséquences nécessaires de la méthode adoptée ; il a tiré, des données initiales, des hypothèses importantes et brillantes sur ces difficiles questions : le *Déterminisme biologique et la personnalité consciente : Science et conscience ; l'Egoïsme, seule base des Sociétés*, renferment, à leur sujet, de remarquables généralisations.

LE DANTEC s'étant engagé, dès le début de sa carrière dans la voie scientifique n'a jamais consenti à s'en écarter. Pour lui, rien n'existait en dehors de la Science ; il allait où le conduisait son raisonnement rigoureusement logique. Conduit à l'athéisme, il combattit avec vigueur l'erreur téléologique, d'où dérive l'erreur anthropomorphique. Et nulle autre conclusion de sa pensée ne marque mieux, peut-être, l'indépendance de son esprit et la hauteur de ses vues, quand on connaît le milieu profondément religieux dans lequel il avait été élevé. Mais il faut se hâter d'ajouter qu'il n'avait rien d'un sectaire et pratiquait à l'égard des opinions d'autrui la tolérance qui caractérise le vrai savant.

Ainsi étroitement attaché à la méthode scientifique, LE DANTEC devait fatalement devenir lamarekien. DARWIN cependant l'attira tout d'abord. Non pas qu'il fut dupe du verbalisme qui se cache sous la sélection naturelle, il ne vit en elle qu'une manière commode de raconter les faits ; mais, cherchant une explication des phénomènes en dehors de toute puissance mystérieuse, il crut un instant en trouver un premier essai dans l'Origine des Espèces. L'illusion ne dura pas. Avant même de connaître en détail les œuvres de LAMARCK, il adoptait le lamarekisme qui représente, incontestablement, la vraie méthode scientifique appliquée à la Biologie. C'est là le fondement solide de l'œuvre de LE DANTEC. On ne l'a peut-être pas assez remarqué. Trop

souvent, on a retenu des considérations à côté, relevé des détails de médiocre importance, sans voir ce qu'il y a de puissant dans la méthode même. A l'heure actuelle, emportés fort loin de la recherche des causes, les biologistes marchent en foule dans le sillon Weismannien ; ils construisent des théories en inventant de toutes pièces le déterminisme de phénomènes mal étudiés et s'éloignent tous les jours davantage de cette Science des physiiciens que LE DANTEC trouvait dans les écrits de LAMARCK et qu'il s'efforçait d'appliquer lui-même à tout instant.

Ce fut là son enseignement. Il apportait à la Faculté le résultat de ses méditations. Se plaçant toujours à un point de vue élevé, mais demeurant clair, il exposait ses idées simplement, sans apprêt, avec une élégance naturelle et un ton persuasif qui retenait l'attention, inspirait respect et sympathie. Il montrait la Biologie sous son aspect général, avec toutes ses conséquences, dans tous les domaines, trouvant au moment opportun la comparaison qui frappe. Il continuait ainsi à sa manière l'enseignement de GIARD, le maître qu'il aimait tant.

Son enseignement et son œuvre le passionnaient. Suivant son expression, il était un « croyant de la science ». Qui n'a point vécu dans l'intimité intellectuelle de LE DANTEC ne peut soupçonner tout ce que ses méditations lui ont procuré de joies renouvelées et de bonheur constant. Toujours préoccupé de résoudre un problème nouveau, de trouver le fil conducteur qui lui permettrait de réaliser la vaste synthèse qu'il rêvait, il éprouvait un plaisir intense quand il apercevait la bonne direction. Je le vois encore, la physionomie tout illuminée d'une austère gaieté, m'accueillant les mains tendues et me disant son enthousiasme : « Ah ! j'ai beaucoup réfléchi durant les vacances ; et cette fois, j'ai trouvé, je vais pouvoir exposer la Biologie tout entière »...

Mais la guerre survint. Elle trouva LE DANTEC assez souffrant et faisant une cure d'altitude. Il part aussitôt pour

Lannion où, avec toute la fougue d'un patriotisme ardent, il s'adonne aux soins des blessés : il se fait infirmier. Cette activité, autant que la secousse morale provoquée par les événements parut améliorer sa santé ; il regagne Paris en novembre 1914, plein d'enthousiasme et se déclarant apte à supporter toutes les fatigues. Il se sentait « en forme », déclarait-il à ses amis, et ne parlait de rien moins que d'aller prendre place dans les tranchées. Se croyait-il vraiment remis ? essayait-il de se tromper lui-même. Son attitude, ses gestes, ses paroles, traduisaient la foi d'un Français que rien n'abat et qui se donne sans réserves. Il éprouvait profondément le désir de prendre part à la Défense nationale avec tout ce qu'elle impose d'abnégation, et la manière simple, mais si fortement pensée, avec laquelle il s'exprimait à ce sujet était à la fois touchante et émouvante.

Ses désirs dépassaient de beaucoup ses forces. Il dut se borner à une activité limitée et, pour se rendre utile, se fit, au Val-de-Grâce, préparateur de vaccin. Cette besogne même eut raison de sa résistance physique : il fallut l'abandonner, et ce fut encore trop tard : le mal était fait. LE DANTEC lui-même ne nourrissait guère d'illusions, mais il gardait avec autrui sa physionomie souriante et ses propos optimistes, acceptant l'inévitable avec sérénité, sans forfanterie, comme il avait accepté, sa vie durant, et sans tenir compte de ses sentiments, toutes les conclusions qui s'imposaient à lui.

Ses proches et ses amis ont le droit de ne point partager cette noble sérénité. Ceux-là seuls qui ont vécu un instant aux côtés de LE DANTEC peuvent mesurer et comprendre l'étendue de notre deuil. Ami sincère, ami loyal, ami sûr et dévoué, infiniment bon, LE DANTEC était toujours prêt à donner son temps et sa peine pour ceux qui avaient son amitié ; il les aidait en toute occasion et se dépensait sans compter. Nature droite, généreuse et scrupuleusement honnête, esclave de la parole donnée, il ne consentit jamais à

faire la moindre démarche qui put engager sa dignité. Toute son ambition consistait à poursuivre la vérité scientifique, sans arrière-pensée et en dépit des contingences. Jaloux de son indépendance, il ne s'abaissa point au rôle de solliciteur. Il avait une horreur particulière de ceux qui, cherchant des succès de carrière, n'hésitent point à s'engager dans des voies louches et tortueuses. A ceux-là il disait leur fait, parfois brutalement, et ne leur pardonnait jamais, car il ne comprenait pas qu'il y eût rien au-dessus de l'honneur et de la vérité. Il ne comprenait davantage ni la jalousie, ni l'envie : il se déclarait, pour lui-même, toujours satisfait de ce qu'il possédait. Il le répétait volontiers : « Je suis peut-être l'un des seuls hommes qui n'aient rien à envier à personne, tout ce que j'ai entrepris ayant réussi au delà de mes espérances. Je me considère comme un des favoris de la fortune ; j'ai eu pour maîtres les hommes les plus éminents ; j'ai été entouré de gens agréables et honoré de précieuses affections. Je suis un satisfait, et je ne désire rien de plus que ce que j'ai » (1).

LE DANTEC se trouve tout entier dans cette déclaration. Il fut un homme, au sens le plus élevé du mot. S'il a donné, par ses livres, un modèle de méthode scientifique appliquée à la Biologie, par lui-même il a été un bel et rare exemple d'une grande intelligence alliée à une grande valeur morale.

ETIENNE RABAUD.

Liste chronologique des publications de Félix LE DANTEC

1. Recherches sur la digestion intra-cellulaire chez les Protozoaires. *Thèse pour le Doctorat ès sciences*, et *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXIII, 1891, p. 261.
2. Recherches sur la symbiose des Algues et des Protozoaires. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. VI, 1892, p. 190.
3. Note sur quelques phénomènes intra-cellulaires. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXV, 1893, p. 398.
4. Etudes biologiques comparatives sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXVI, 1894, p. 56.

(1) *L'Egoïsme seule base de toute société*, p. 13.

5. Le fonctionnement des tissus. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXX, 1897, p. 177.
6. La Matière vivante. *Encyclopédie scientifique des aide-mémoire*, 1895.
7. Sur l'adhérence des amibes. *C. R. Acad. Sc.*, 1895.
8. Les Sporozoaires et particulièrement les Coccidies pathogènes. *Encyclopédie scientifique des aide-mémoire*, 1896.
9. La Bactéridie charbonneuse. *Encyclopédie scientifique des aide-mémoire*, 1896.
10. Théorie nouvelle de la vie. *Bibliothèque scientifique internationale*, 1896.
11. La forme spécifique. *Encyclopédie scientifique des aide-mémoire*, 1897.
12. Le déterminisme biologique et la personnalité consciente. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1897.
13. L'individualité et l'erreur individualiste. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1898.
14. Evolution individuelle et hérédité. *Bibliothèque scientifique internationale*, 1898.
15. La sexualité. *Bibliothèque scientifique*, 1899.
16. Lamarckiens et Darwiniens. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1899.
17. Le conflit, entretiens philosophiques. *Librairie Armand Colin*, 1901.
18. L'unité dans l'être vivant. Essai d'une biologie chimique. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1902.
19. Traité de Biologie. *Librairie Félix Alcan*, 1903.
20. Les lois naturelles, réflexions d'un biologiste sur les sciences. *Bibliothèque scientifique internationale*, 1904.
21. Les influences ancestrales. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1905.
22. Introduction à la Pathologie générale. *Librairie Félix Alcan*, 1906.
23. La lutte universelle. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1906.
24. L'athéisme. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1906.
25. Eléments de philosophie biologique. *Nouvelle collection scientifique*, 1907.
26. De l'Homme à la Science. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1907.
27. Les limites du connaissable. La vie et les phénomènes naturels. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1908.
28. Science et conscience. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1908.
29. Physiologie. Dans le volume : *De la Méthode dans les Sciences*, Paris, Alcan, 1909.
30. La crise du Transformisme. *Nouvelle collection scientifique*, 1909.
31. L'égoïsme, seule base des sociétés. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1911.
32. Le chaos et l'harmonie universelle. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1911.
33. Contre la métaphysique, questions de méthode. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1912.
34. La définition de la science. *Librairie Larousse*.
35. La science de la vie. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1912.
36. Le mécanisme de la vie. *Bibliothèque de culture générale*, 1913.
37. Savoir. *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1917.
38. Le problème de la mort et la conscience universelle. *Bibliothèque de culture générale*, 1917.

Cette bibliographie ne tient pas compte d'un très grand nombre d'articles publiés par F. LE DANTEC dans diverses Revues. La plupart de ces articles ont été repris intégralement dans l'un ou l'autre des volumes de la liste précédente, leur indication ferait donc double emploi. Quelques-uns peut-être n'ont pas été repris, mais il était fort difficile de retrouver les uns et les autres. F. LE DANTEC collaborait d'une façon régulière à la *Revue philosophique*, à la *Revue Larousse*, à la *Revue du mois*, à *Biologica* ; il a également écrit dans le *Mercur de France*, la *Grande Revue*, la *Revue Scientifique*.

E. R.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES
SUR LA VIE ASEPTIQUE ET LE DÉVELOPPEMENT
D'UN ORGANISME (*DROSOPHILA AMPELOPHILA*)
EN FONCTION DU MILIEU

Analyse et précision des facteurs externes.
Leur importance dans l'étude de l'Hérédité et de l'Evolution

(PLANCHES I A IV)

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.

INTRODUCTION.

Première partie. — LE MÉCANISME DE L'ÉVOLUTION ; THÉORIES ET FAITS

I. — THÉORIES BASÉES SUR L'« HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS ».

Conception de Lamarck. — Conception de F. Le Dantec. — Autres conceptions lamarckiennes. — La théorie de Weismann et la non hérédité des caractères acquis

II — FAITS ET EXPÉRIENCES RELATIFS A L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS.

1^{er} groupe d'expériences : Action directe possible sur le germe :
a) Variations liées à des changements de température. —
b) Variations liées à l'action des rayons X. — *c) Variations liées à l'action du climat.*

2^e groupe d'expériences : Action sur le germe exercée nécessairement par l'intermédiaire du soma : *a) Variations liées à des changements de nourriture.* — *b) L'hérédité des mutilations.*
Démonstration indirecte de l'hérédité des caractères acquis.

III. — ÉTUDE CRITIQUE DE L'« HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS »

Soma et germe, leurs corrélations : *a) Hérédité des effets de l'usage et du non usage. Les animaux obscuricoles aveugles ; Régression des ailes chez les insectes.* — *b) Hérédité des muti-*

lations. — c) Hérité des variations liées aux infections ou intoxications. — d) Hérité des variations liées à l'action des autres facteurs du milieu.

IV. — LES VARIATIONS D'ORIGINE INTERNE ET L'ADAPTATOIN SECONDAIRE PAR SÉLECTION.

L'origine des variations et la sélection d'après Darwin. Critique.
L'origine des variations et des espèces d'après Weismann. Critique.
La théorie de la mutation de De Vries. Critique.
Conclusion.

V. — L'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE MODERNE DE LA VARIATION ET DE L'HÉRÉDITÉ.

Variations individuelles et variations héréditaires. — Les « mutations » et leurs modalités héréditaires. — Mutations et croisements : *a) Hérité constamment intermédiaire. — b) Hérité mendélienne ou alternative.* — Croisement et patrimoines héréditaires. — Les unités héréditaires. — Le support anatomique de l'hérédité.

VI. — APPRÉCIATION PERSONNELLE SUR LES BASES ACTUELLES DE LA SCIENCE DE L'ÉVOLUTION.

- 1° La structure de l'œuf et le patrimoine héréditaire.
- 2° La nature des unités héréditaires.
- 3° Les facteurs externes et la variation.
L'origine des variations germinales.
Non hérédité des « caractères acquis ».
- 4° Le mécanisme de l'adaptation.
Conclusion.

Deuxième partie. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR *DROSOPHILA AMPELOPHILA*. PRÉCISION DES CONDITIONS EXTERNES PAR L'ÉLEVAGE ASEPTIQUE ET SUR MILIEUX NUTRITIFS ARTIFICIELS.

VII. — ÉLEVAGE ASEPTIQUE DE *DROSOPHILA AMPELOPHILA* : PRÉCISION BACTÉRIOLOGIQUE DU MILIEU.

Modifications du milieu produites par les microorganismes. — Importance des microorganismes pour le développement de mouches autres que les Drosophiles. — La vie aseptique est-elle possible ? Historique.

Technique utilisée pour rendre aseptiques les élevages.

- 1° *Le matériel ; la manipulation aseptique des mouches.* — 2° *Passage d'élevages septiques à des élevages sur une levure en culture pure.* — 3° *Passage des élevages sur levure pure aux élevages aseptiques.* — 4° *Contrôle de l'aseptie des élevages.*

Avantages des élevages aseptiques.

Précision des autres conditions du milieu : température, humidité, éclairément, composition de l'atmosphère.

VIII. — ÉLEVAGES DE *DROSOPHILA AMPELOPHILA* ASEPTIQUES SUR MILIEU NUTRITIF ARTIFICIEL. PRÉCISION CHIMIQUE DU MILIEU.

Nécessité d'entreprendre ces recherches avec des élevages aseptiques. — Choix de la méthode à employer.

Essais de constitution d'un milieu nutritif artificiel par voie synthétique.

Expérience préliminaire.

Importance de l'élaboration des réserves du tissu adipeux ; la question de l'origine des graisses.

a) *Influence des sels minéraux.* — b) *Influence de la réaction du milieu.* — c) *Détermination du taux optimum de peptone.* — d) *Influence des hydrates de carbone : amidon, dextrine, glycogène ; glucose, lévulose ; autres sucres.* — e) *Influence des graisses ou de leurs constituants : graisses naturelles, graisses pures.* — f) *Influence des lipoides.* — g) *Influence des nucléoprotéides.* — h) *Influence des substances extractives.*

Conclusion de cette première série d'expériences.

Quelques observations : croissance larvaire et métamorphose. — Pupaïson et métamorphose proprement dite. — Parésie des larves élevées sur milieux artificiels. — Différences individuelles et sélection.

IX. — ESSAIS DE CONSTITUTION D'UN MILIEU NUTRITIF ARTIFICIEL PAR VOIE ANALYTIQUE.

L'aliment naturel, la levure. — Levure dégraissée et graisses de levure. — Extrait alcoolique de levure. — Autolysats de levure : 1^{re}, 2^e et 3^e séries d'expériences. Conclusion de ces trois séries d'expériences.

Production des graisses du tissu adipeux aux dépens des albuminoïdes, dans certaines conditions.

Essais d'isolement de la substance nécessaire contenue dans l'autolysat : extrait alcoolique d'autolysat filtré ; extraits alcooliques divers.

Essai des autolysats de foie. — Essai des bouillons de levure et de foie. — Essai de diverses substances : acides amidés ; nucléoprotéides et leurs dérivés ; substances extractives.

Utilisation des hydrates de carbone et des graisses en présence ou en l'absence d'autolysat.

La structure du tissu adipeux et l'élaboration des réserves sur les divers milieux artificiels

Conclusion.

Troisième partie. — LE RÔLE DU MILIEU DANS L'ÉTUDE DE LA FÉCONDITÉ ET DE LA FERTILITÉ DES DROSOPHILES : LES FACTEURS HÉRÉDITAIRES ET LES FACTEURS ACTUELS.

X. — LES FACTEURS HÉRÉDITAIRES DE LA FÉCONDITÉ ET DE LA FERTILITÉ.

Hérédité de la fécondité.

Hérédité de la fertilité chez *Drosophila ampelophila*.

a) *Élevage en lignée pure* (inbreeding) *et fertilité.* Recherches de Castle et ses collaborateurs, de Mœnkhaus, de R. R. Hyde.

Conclusion.

b) *Croisements entre lignées de fertilité différente.* Recherches de Castle, de R. R. Hyde, de N. Wentworth.

Conclusion.

XI. — RECHERCHES PERSONNELLES SUR LES FACTEURS EXTERNES
DE LA FÉCONDITÉ ET DE LA FERTILITÉ.

Comportement des *Drosophiles* sur milieu pauvre et sur milieu riche. — Influence des conditions de nutrition des larves sur le développement des glandes génitales. — Influence de la nutrition des larves ou des adultes sur la fécondité. — Influence d'autres conditions du milieu sur la fécondité. — Influence du milieu sur les facteurs physiologiques de la fécondité : inhibition de la ponte ; actions stimulatrices ; l'accouplement et le déterminisme de la ponte.

Influence des conditions du milieu sur la fertilité. Accouplement ; aptitude des gamètes à la fécondation et avortement des œufs ; mortalité des larves et des pupes.

Conclusion de la troisième partie.

CONCLUSION.

AVANT-PROPOS

Les recherches qui sont l'objet de ce travail ont été poursuivies au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés de la Faculté des Sciences de Paris, depuis l'année 1908 jusqu'en août 1914, période à laquelle elles ont été brusquement interrompues par la mobilisation. La nécessité dans laquelle je me suis trouvé de les abandonner a été d'autant plus regrettable que certaines séries d'expériences, entreprises depuis plusieurs années, m'avaient alors fourni des résultats assez concluants pour me donner la certitude que je touchais enfin à la solution complète des problèmes posés.

Bien que nombre des points envisagés n'aient pu, par suite, être étudiés jusqu'au bout, je me suis décidé à publier les résultats que j'avais jusqu'alors obtenus, parce qu'ils m'ont paru être cependant suffisants pour démontrer la thèse que je m'étais proposé de soutenir. Les conditions dans lesquelles je me suis trouvé, lors de la rédaction de ce travail, loin du Laboratoire et des ressources des grandes bibliothèques universitaires, auront sans doute entraîné bien des lacunes dans les exposés bibliographiques, ainsi que dans la revue générale des théories de l'Evolution qui constitue la première partie de cette publication. Je crois cependant avoir réussi à éviter des omissions essentielles.

Les réflexions qui m'ont conduit à entreprendre celles que je considère comme les plus importantes, parmi mes recherches expérimentales sur les Drosophiles — élevages aseptiques et sur milieu artificiel défini — sont nées au cours d'un travail « *L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches* », effectué en 1906-1907, au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Besançon, sous la direction de M. le professeur L. CHARBONNEL-SALLE. Je ne saurais dire tout ce que je dois à ce savant maître, qui m'a toujours honoré de son amitié et qui m'a fait comprendre, dès le début de ma carrière scientifique, que le véritable biologiste ne se contentait pas d'étudier les êtres vivants au seul point de vue morphologique, mais s'efforçait d'en

scruter le fonctionnement, d'en déceler les relations avec ce qui les entoure, en un mot les regardait « vivre ».

A Paris, le regretté professeur A. GIARD voulut bien s'intéresser à mes travaux qu'il m'engagea vivement à poursuivre. Il me fit l'honneur de me proposer d'entrer dans son Laboratoire, en qualité de préparateur, me permettant ainsi de continuer mes recherches et de profiter de tout ce qu'avait de si prodigieusement fécond la fréquentation inoubliable de ce grand biologiste.

Ce m'est un devoir bien agréable d'adresser ici mes plus vifs remerciements à mes maîtres et amis du Laboratoire d'Evolution qui ont grandement facilité ma tâche. L'enseignement de M. le professeur CAULLERY m'a puissamment aidé dans le travail énorme que représentait un exposé des théories de l'Evolution, même réduit à ses parties essentielles. Mon ami, M. RABAUD m'a apporté le concours de son sens critique si judicieux et m'a beaucoup encouragé à poursuivre des recherches parfois décevantes. Il a eu, de plus, l'obligeance d'entretenir les lignées de *Drosophiles* aseptiques que j'avais dû abandonner dès le début de la guerre. A M. le professeur CH. PEREZ, je dois, en ce qui concerne l'interprétation des coupes de larves et de pupes, des conseils précieux. Mon collègue et ami M. ED. BORDAGE a bien voulu m'aider dans la recherche des indications bibliographiques.

Bien qu'il soit encore loin de nous, retenu en pays envahi, je ne saurais oublier ici mon ami et collaborateur A. DELCOURT, avec lequel j'ai travaillé pendant plusieurs années et dont les travaux ont toujours été menés, dans la suite, parallèlement aux recherches que j'effectuais.

Bien des idées que l'on trouvera exposées dans ce travail sont nées, en quelque sorte, au cours des conversations et des discussions qui réunissaient presque quotidiennement la petite famille scientifique, qu'abritaient les vieux murs du Laboratoire de la rue d'Ulm, si vétuste, si pauvre, si dénué des ressources modernes, mais où, du moins, il a été beaucoup pensé et duquel il est sorti tant de travaux remarquables.

Je terminerai en adressant mes remerciements à la Société de Biologie et aux administrateurs du legs Commercey pour les subventions qui m'ont été accordées et sans lesquelles je n'aurais pu poursuivre utilement les recherches que j'avais entreprises.

INTRODUCTION

Autant la notion du transformisme a progressé depuis le jour où elle fut introduite par LAMARCK, au point d'être aujourd'hui considérée comme un des faits les mieux établis de la biologie générale, autant le mécanisme de l'évolution des êtres organisés est resté plongé dans l'obscurité. Il semble pourtant que l'étude expérimentale de l'évolution, inaugurée depuis quelques années seulement, commence à jeter quelques lumières sur ce problème. Déjà, en effet, nous disposons, grâce à cette orientation nouvelle, de données positives dont le nombre et la portée apparaissent d'autant plus considérables, qu'on les met en regard des conclusions incertaines et contradictoires qu'un demi-siècle de discussions théoriques passionnées a léguées à la biologie moderne.

Des deux grands courants d'idées ayant trait à l'explication de l'évolution des êtres vivants — ceux que l'on désigne globalement et un peu arbitrairement sous les dénominations de lamarckisme et de weismannisme — aucun, en effet, n'a réussi à prévaloir d'une façon définitive. Il y a d'ailleurs entre les deux conceptions un irréductible désaccord qui naît davantage de l'orientation, de l'éducation scientifique des esprits qui en ont été les promoteurs ou s'en font les défenseurs, que des faits sur lesquels on prétend les appuyer.

Les *lamarckiens*, raisonnant en physiologistes, envisagent l'organisme moins dans sa structure que dans son fonctionnement. L'origine des variations leur paraît résider dans les perturbations que produisent, dans les échanges incessants des êtres vivants avec leur milieu, les modifications survenues dans les conditions extérieures. A la base de leur explication de l'hérédité des variations, ils placent l'unité fonctionnelle fondamentale de l'organisme et l'unité constitutionnelle de la substance vivante répandue dans ses différents éléments cellulaires. L'adaptation générale des organismes à leur milieu leur apparaît comme le

résultat, devenu héréditaire, des adaptations fonctionnelles individuelles de leurs ancêtres.

Avec une mentalité de morphologistes, les *weismanniens* s'appliquent, au contraire, à décomposer l'organisme en une série de parties indépendantes, de caractères. L'organisme ne serait qu'une somme, une mosaïque de caractères. De même la substance vivante, bien loin de posséder l'unité de structure que lui attribuent les lamarekiens, serait décomposable en autant de particules indépendantes qu'il y a de caractères indépendants. Les variations seraient le résultat des mutations fortuites survenues dans ces particules, sans aucune relation nécessaire avec les conditions du milieu. L'adaptation que nous constatons actuellement serait le résultat du tri, survenu au cours des temps, entre les variations adéquates aux conditions d'existence et les non-adequates, celles-ci ayant fatalement disparu.

Par leur orientation générale, ces deux points de vue sont donc profondément opposés. Les discussions passionnées qu'ils ne pouvaient manquer de soulever ont eu le mérite incontestable de montrer leur absence réciproque de valeur explicative générale. Par contre, leur caractère de discussion d'écoles devait exercer la plus fâcheuse influence sur la nouvelle science expérimentale. Bien des expériences ont été entreprises moins pour voir ce qui se passerait, que pour recueillir hâtivement une preuve de plus en faveur de la théorie adoptée, ou un résultat de nature à embarrasser l'adversaire. Les premières expériences de croisements ayant paru confirmer les vues théoriques de WEISMANN, nombre de biologistes se sont jetés un peu aveuglément dans le camp anti-lamarckien et n'ont plus cru utile de tenir aucun compte des conditions extérieures dans leurs expériences. Persuadés de la toute puissance du milieu, comme facteur d'évolution, des lamarekiens se sont empressés d'en apporter de soi-disant preuves expérimentales qui, lorsqu'on les analyse, se montrent sans valeur, par suite de l'imprécision de la méthode employée.

Quelle que soit la question que l'on se propose de résoudre, qu'il s'agisse de rechercher si une variation est d'origine interne ou externe, si elle est ou non héréditaire, il est cependant évident que nous nous trouvons nécessairement en présence de deux termes, l'*organisme* et le *milieu*, que nous n'avons ni le droit ni

la possibilité de séparer. Vouloir étudier expérimentalement un organisme sans tenir aucun compte du milieu est une erreur fondamentale, la méthode expérimentale étant avant tout une science des conditions. Ce que le fondateur du positivisme disait des expériences physiologiques de son époque peut s'appliquer, avec plus de force encore, aux expériences biologiques modernes. « En effet, écrivait A. COMTE, les phénomènes vitaux dépendent, par leur nature, de deux ordres bien distincts de conditions fondamentales, les unes relatives à l'organisme lui-même, les autres au système ambiant. De là, ce me semble, résultent nécessairement deux modes nettement différents d'appliquer la méthode expérimentale, en introduisant tantôt dans l'organisme et tantôt dans le milieu des perturbations déterminées. L'altération du milieu tend constamment, il est vrai, à troubler l'organisme, en sorte qu'une pareille division peut paraître impraticable, mais il faut considérer que l'étude de cette réaction constituerait par elle-même une partie essentielle de l'analyse proposée, indépendamment de l'exploration directe des effets purement physiologiques, ce qui permet évidemment de maintenir une semblable division..., jusqu'ici les principales séries d'expériences tentées en biologie appartiennent presque exclusivement à la première de ces deux catégories générales, c'est-à-dire qu'elles sont essentiellement relatives à une perturbation artificielle de l'organisme et non du milieu, sans qu'on se soit, d'ailleurs, occupé le plus souvent de maintenir le milieu dans un état invariable. Or il importe de remarquer, en principe, que ce mode d'expérimentation doit précisément être d'ordinaire le moins rationnel, parce qu'il est beaucoup plus difficile d'y satisfaire convenablement aux conditions fondamentales ci-dessus rappelées » (1).

Lorsqu'un physicien veut préciser le déterminisme d'un phénomène, il s'arrange pour produire ce phénomène dans des conditions aussi simples et aussi connues que possible. Si le phénomène paraît dépendre d'une série de conditions, il s'efforce de les rendre toutes constantes, sauf une qu'il pourra faire varier à son gré. Si, toutes choses égales d'ailleurs, il constate qu'à chaque variation de la condition étudiée correspond une variation de même sens du phénomène, il sera assuré qu'il existe entre les

(1) A. COMTE, *Cours de Philosophie positive*, t. III, p. 170 et sq. Schleicher, édit

deux termes considérés un rapport nécessaire. Par une série d'approximations, il arrivera à connaître dans quelle mesure telle ou telle condition intervient dans le déterminisme du phénomène.

Sans doute, si l'on voulait appliquer aux recherches biologiques cette méthode expérimentale rigoureuse, une pareille entreprise pourrait apparaître, au premier abord, comme purement chimérique. Les organismes sont d'une complexité effroyable qui défie toute analyse. Nous avons pu débrouiller une partie des innombrables liaisons qui en unissent fonctionnellement les parties, mais cette étude est incomplète; nous ne savons encore rien de la structure de la substance vivante, si ce n'est qu'elle est d'une invraisemblable complexité. La connaissance scientifique du milieu est elle-même une œuvre essentiellement aride. Nous savons définir un degré thermique, un degré hygrométrique, mais nous sommes le plus souvent incapables de saisir les différences précises existant entre tel ou tel aliment, de dire par exemple en quoi une albumine de vache diffère d'une albumine de cheval. Enfin la connaissance de l'organisme et du milieu, en la supposant réalisée, ne serait pas suffisante. Il serait nécessaire, pour préciser les liaisons qui existent entre ces deux termes, de pouvoir, dans chaque cas, et à chaque instant, saisir la nature exacte des échanges entre l'organisme et le milieu. Il ne suffit pas de donner à un organisme un certain aliment. Il faut savoir si celui-ci est ou non absorbé, en tout ou en partie, ce que les parties absorbées deviennent dans cet organisme. Depuis des années, des physiologistes s'acharnent à résoudre ce problème et l'on sait que s'ils ont obtenu des résultats de la plus haute importance, ceux-ci ne sont encore que très fragmentaires.

Si une telle rigueur expérimentale est évidemment impraticable, ce serait cependant un incontestable progrès que de simplifier autant que possible les conditions d'un phénomène d'évolution de façon à pouvoir en mieux saisir la nature et le déterminisme. Nous ne pouvons guère préciser la nature de l'organisme qu'en nous astreignant à partir d'individus élevés en lignée pure, c'est-à-dire de constitution aussi semblable que possible. Par contre, la connaissance des conditions du milieu peut être poussée beaucoup plus loin; il doit être possible d'assurer la constance de ces conditions et de faire varier à volonté certaines d'entre

elles, de substituer à un milieu inconnu un milieu connu, de remplacer des variations mal définies de ce milieu par des variations définies.

C'est en partant de ces idées directrices que je me suis proposé d'abord de voir dans quelle mesure une semblable maîtrise des conditions extérieures était réalisable, ensuite de rechercher si des expériences, entreprises dans des conditions aussi précises que possible, permettraient de résoudre certaines questions encore pendantes, entre autres celle si importante de la part du milieu dans la genèse des variations héréditaires.

Il suffit de réfléchir un instant, précisément à ce dernier problème, pour se rendre compte qu'il ne peut être résolu que par une méthode d'expérimentation précise. S'il existe des variations dont la nature héréditaire ou non héréditaire ne fait pas de doute, même en l'absence d'une connaissance parfaite du milieu, il en existe beaucoup d'autres où cette détermination demeure tout à fait incertaine. En sélectionnant des mouches présentant des variations dans la nervation des ailes, DELCOURT a pu élever progressivement le pourcentage des individus porteurs de cette variation jusqu'à 90 p. 100, mais ce taux n'a pu être maintenu et s'est abaissé brusquement. En l'absence de conditions de milieu absolument constantes, il est impossible de saisir si cette variation est héréditaire ou dépend uniquement de conditions actuelles, ni de préciser dans quelle mesure la constitution des organismes et le milieu peuvent intervenir simultanément dans sa production. Seule la méthode expérimentale, telle que je viens de la définir, me paraît susceptible d'éclairer définitivement le problème de l'origine des variations héréditaires, qui est le problème fondamental de l'évolution.

Ce travail n'a nullement la prétention de résoudre cette dernière question, mais il comprend une série de recherches qui constituent, à mon avis, les prolégomènes nécessaires à l'étude vraiment fructueuse de la genèse des variations héréditaires.

Une première partie, constituée par une revue d'ensemble des théories de l'évolution et des faits sur lesquels elles s'appuient, nous montrera la nécessité de refaire des expériences relatives à l'action des facteurs externes sur le patrimoine héréditaire des organismes, dans des conditions de précision que l'on n'a encore jamais tenté de réaliser.

Une deuxième partie, comprenant l'exposé d'une série de recherches originales, nous convaincra de la possibilité — dans le cas particulier d'un organisme, la *Drosophile* — de préciser le milieu et d'arriver à une maîtrise presque absolue des conditions externes, ce qui ouvre un champ immense d'investigations expérimentales, capables de résoudre le problème de l'origine des variations héréditaires.

Une troisième partie, relative à l'étude de particularités héréditaires, telles que la fécondité et la fertilité des organismes, faite soit dans des conditions de milieu imprécises, soit dans des conditions de milieu constantes et connues (travaux personnels), nous convaincra de la supériorité de ce dernier mode de recherches, en ce qui concerne l'étude de l'hérédité.

Seule cette dernière méthode de travail me paraît en effet susceptible de faire réaliser, à l'heure actuelle, à la science de l'évolution, des progrès notables. Les recherches modernes, dérivant en ligne droite des travaux de NAUDIN et de MENDEL sur les résultats du croisement entre individus de races différentes, conduisent en effet à des conclusions qui rendent si peu compte de l'évolution des êtres vivants au cours des siècles passés, qu'elles sont en quelque sorte la négation d'une semblable évolution. Ce n'est pas en étudiant comment se comportent, au cours des croisements, des particularités héréditaires que l'on pourra saisir l'origine de ces particularités. Celles-ci font, en effet, partie intégrante du patrimoine héréditaire et se présentent avec une apparence de fixité qui semble contraire à toute possibilité d'évolution. Le vrai problème à étudier, c'est celui de l'origine des variations héréditaires nouvelles. Si celles-ci ne dépendent que de causes internes fortuites, l'évolution se présente comme une suite d'inéluctables fatalités, devant lesquelles l'expérimentateur restera désarmé. Si, au contraire, certaines d'entre elles au moins sont liées à l'action de causes extérieures, il restera au biologiste la possibilité de produire de telles variations, d'en étudier la genèse et par suite d'arriver à une explication du transformisme. Celui-ci, quoi qu'il parût résulter de certaines recherches modernes, reste basé sur un ensemble de faits suffisant pour qu'on puisse le considérer comme la seule hypothèse capable de rendre compte actuellement de la série des modifications présentées, au cours des temps, par les êtres vivants.

PREMIÈRE PARTIE

LE MÉCANISME DE L'ÉVOLUTION ; THÉORIES ET FAITS

Une théorie de l'évolution des êtres vivants, si elle veut embrasser ce phénomène dans son ensemble, doit présenter la solution d'un triple problème dont les éléments sont d'ailleurs en connexion étroite. En premier lieu, elle doit nous faire connaître l'origine des variations héréditaires, sources vives de la transformation des organismes, les variations strictement individuelles, c'est-à-dire non transmissibles aux descendants, n'ayant aucune valeur évolutive. Un deuxième problème est celui du mécanisme de la transmission aux descendants des variations des parents, c'est-à-dire de l'hérédité. Il est enfin indispensable d'expliquer comment l'évolution des organismes, basée sur l'existence de ces variations héréditaires, a pu aboutir à cette adaptation très générale que présentent actuellement les espèces aux conditions du milieu dans lequel se déroule l'existence des êtres qui les constituent.

En ce qui concerne l'origine des variations, celle-ci a été cherchée surtout soit dans des changements des conditions externes, soit dans des modifications internes de la substance germinale ; à ces conceptions correspondent deux sortes de facteurs de la variation, les *facteurs externes* et les *facteurs internes*. Les théories de l'évolution accordent une importance prépondérante, soit aux facteurs externes, soit aux facteurs internes ; souvent elles font intervenir exclusivement les uns ou les autres.

Entre ces deux points de vue, en apparence irréductibles, il y a cependant place pour une position moyenne, basée sur un éclectisme raisonné et qui est, à mon avis, la seule attitude scientifique à adopter pour le moment. Cet éclectisme, dirigé par un sens critique affiné, fut d'ailleurs une des caractéristiques de l'enseignement donné au Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, par mon maître, M. le Professeur M. CAULLERY, qui a exercé sur la genèse des idées que l'on trouvera exprimées au cours de

ce travail une influence considérable. Ces leçons, qui n'ont malheureusement pas été publiées et qui ne sont connues que d'un nombre restreint d'auditeurs, ont eu le mérite incontestable d'attirer l'attention des jeunes biologistes sur toute une série de questions qui avaient suscité à l'étranger une véritable floraison de recherches expérimentales et qui, en France, étaient restées à peu près confinées dans le domaine des investigations théoriques.

La cause en est que pour beaucoup d'entre nous le lamarckisme se présentait comme la conception la plus séduisante, parce que seule capable de se prêter à des vérifications expérimentales, susceptibles d'éclairer efficacement le problème de l'Evolution. Les facteurs internes, mis en œuvre dans la théorie weismannienne, paraissaient, au contraire, inaccessibles à l'expérience et devoir rester pendant longtemps encore dans le domaine de la théorie. Les résultats obtenus par les recherches biométriques, les élevages en lignées pures, la science des croisements, ont montré pourtant que le mendélisme constituait un admirable instrument d'analyse de la constitution héréditaire des organismes et permettait, sans cependant en préciser la nature, d'atteindre et en quelque sorte de manipuler ces facteurs internes, les faisant ainsi entrer dans le cadre de la science positive.

La confrontation des résultats obtenus dans ces nouveaux domaines de la biologie avec les conceptions traditionnelles a d'ailleurs déterminé une véritable crise de la philosophie biologique au point de faire remettre en question, non seulement les diverses explications proposées du mécanisme de l'évolution, mais l'hypothèse transformiste elle-même.

Les hésitations qui caractérisent la période actuelle et la conclusion qu'il faut en tirer ont été nettement exposées dans la remarquable leçon d'ouverture que M. CAULLERY (10) faisait récemment aux Etats-Unis en qualité d'échange professor à l'Université Harvard et que je voudrais pouvoir citer presque en entier : « Les auteurs qui étudient spécialement l'hérédité mendélienne se voient conduits à ramener tous les faits observés à des combinaisons de facteurs déjà existants ou à la perte de facteurs, conception qui me paraît bien être une conséquence du symbolisme posé, mais qui n'est guère satisfaisante pour l'esprit. En tout cas on ne voit pas, dans les faits qui se dégagent de l'étude

du mendélisme, comment a pu s'accomplir l'Evolution, telle que la suggère la morphologie.

« Et il arrive que certains des biologistes qui font le plus autorité dans l'hérédité mendélienne en viennent, en ce qui regarde l'Evolution, soit à un agnosticisme plus ou moins complet, soit à l'expression d'idées tout à fait en opposition avec celles de la génération précédente de biologistes, idées qui nous ramèneraient, peu s'en faut, au fixisme et au créationnisme.

« Le lamarkisme, comme le darwinisme, sont également atteints par elles. L'hérédité des caractères acquis est condamnée et la sélection naturelle déclarée impuissante à produire un changement durable et progressif des organismes. Les faits d'adaptation sont expliqués par une réalisation préalable des structures qui se trouvent secondairement en harmonie avec les divers milieux... »

Aussi n'est-il pas étonnant de voir des hommes comme BATESON « exprimer l'idée que l'évolution pourrait être considérée comme le déroulement progressif d'une complexité initiale, contenant, dès l'abord, en elle-même, toute l'étendue, la diversité et toute la différenciation offertes actuellement par les êtres vivants » tandis que LOTSY en vient « à la conclusion que l'espèce est fixe » et que le croisement est la seule source de productions nouvelles.

« Quelques subversives et décevantes, fait remarquer M. CAULLERY, que des idées de ce genre, positives ou négatives, apparaissent aux générations imprégnées du lamarkisme et du darwinisme, il ne faut pas perdre de vue qu'elles sont formulées par des biologistes éminents, qu'elles résultent chez eux de longues et minutieuses recherches expérimentales, et que beaucoup de faits sur lesquels ils s'appuient peuvent être considérés comme solidement acquis.

« Mais sans songer à s'insurger contre les faits qui se dégagent des études de génétique, il est permis de se demander s'ils ont une portée aussi générale. J'ai déjà, dans ce qui précède, à une ou deux reprises, indiqué que l'état actuel des conditions de l'hérédité ne nous obligeait pas à conclure qu'elles avaient toujours été les mêmes. Il reste à se demander aussi, si certaines conditions, qui n'ont pas été réalisées jusqu'à présent dans les expériences, ne modifient pas, soit la substance germinale elle-même directement, soit les corrélations entre les parties du soma

et, indirectement par elles, la substance germinale. Les faits que commence seulement à révéler l'étude des sécrétions internes, indiquent peut-être une possibilité de ce genre. En admettant même que l'Evolution ne se produise que d'une façon discontinue par mutations, il reste à trouver le mécanisme de la production de ces mutations. Bref, il n'est pas interdit de penser que, l'hérédité et les variations se comportant comme les recherches récentes l'ont montré, il n'en existe pas moins des conditions encore inconnues et qui n'ont été réalisées, pour chaque série d'organismes, qu'à certaines périodes, ainsi que semble le suggérer la paléontologie, où la constitution et les propriétés de la substance héréditaire changent. Certes ce sont là des conjectures purement hypothétiques. Mais il faut en faire de cet ordre, si l'on veut concilier deux catégories de données acquises actuellement et que l'on doit considérer également comme des faits : d'une part les résultats de la génétique moderne, qui, en eux-mêmes, amènent à des conceptions fixistes, et d'autre part, l'ensemble des données morphologiques qui, envisagées d'un point de vue rationnel, me paraissent aussi avoir la valeur brutale de faits à l'appui de la conception transformiste ; j'ajouterai même, à l'appui d'un transformisme plus ou moins lamarekien. »

Il y a quelque témérité, au moment où la science de l'Evolution se trouve ainsi amenée à un tournant décisif, à tenter une revue d'ensemble des théories élaborées en vue d'expliquer cette évolution, pour les confronter ensuite avec les résultats inattendus apportés par les récentes investigations expérimentales. Si ardue que soit la tâche, elle n'en paraît que plus attrayante et plus opportune ; il n'entre pas cependant dans mes intentions d'exposer d'une façon systématique toutes les théories de l'Evolution. Mon but est simplement de dégager des principales d'entre elles les points essentiels, de les juger à la lumière des données positives de façon à conserver ce qui paraîtra définitivement acquis et à rejeter ce qui est incertain ou manifestement erroné. De cette revue entreprise sans aucune idée préconçue, sans chercher à faire prévaloir un point de vue plutôt qu'un autre, il me sera peut-être possible d'extraire quelques-unes des bases sur lesquelles pourra être assis l'édifice futur et qui devront servir d'indication pour l'établissement de recherches expérimentales vraiment fructueuses.

I

THÉORIES BASEES SUR

L' « HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS »

C'est aux facteurs externes, c'est-à-dire aux conditions de milieu, que les biologistes devaient naturellement rapporter tout d'abord l'origine des variations héréditaires et par suite de l'évolution des organismes. Cette tendance tient à deux ordres de faits.

C'est, en premier lieu, une donnée d'observation courante que les êtres vivants varient individuellement en fonction des circonstances extérieures. Il faudrait un volume pour exposer les innombrables faits de variations des individus sous l'influence du climat, de la température, de l'humidité, de l'altitude etc. ainsi que les preuves expérimentales qui en ont été fournies. Nous pouvons, d'ailleurs, trouver en nous-même la démonstration quotidienne de notre dépendance des conditions extérieures. Nous nous modifions suivant le climat ou les saisons, suivant l'alimentation, les substances toxiques ou médicamenteuses que nous ingérons, les germes infectieux qui nous contaminent, suivant les conditions d'exercice physique ou intellectuel. Tout ce que nous appelons éducation n'est que le résultat de l'action du milieu, y compris les autres êtres qui en font partie, sur le développement de notre organisme. D'une façon générale, la plupart des variations que déterminent ainsi dans les individus les modifications pas trop considérables des conditions extérieures sont compatibles avec la survie, ou même sont nettement adaptatives. La plante transportée dans un climat sec subit une série de modifications qui ont pour effet de diminuer la transpiration, d'emmagasiner et de conserver plus facilement l'eau devenue rare. Nos glandes digestives adaptent la composition des sucs qu'elles secrètent à la nature des aliments ingérés. A la raréfaction de l'oxygène dans les hautes altitudes, l'organisme répond par une hyperglobulie qui en compense les effets. De même la longueur des branchies des têtards est en raison inverse de la quantité d'oxygène dissout dans l'eau. Les par-

ties qui fonctionnent s'hypertrophient, ce qui facilite le fonctionnement ultérieur ; la présence de microbes pathogènes déclenche dans l'organisme les mécanismes d'où résulte, dans les cas heureux, l'immunité. Les travées osseuses fabriquées par les ostéoblastes pendant l'ontogénèse ou au cours de la consolidation d'une fracture sont orientées suivant la direction des lignes de pression ou de torsion auxquelles l'os devra le plus souvent résister. Sans doute il existe des variations dangereuses ou incompatibles avec la survie (anaphylaxie, mort par hyperthermie dans les maladies infectieuses, etc...), mais il n'en demeure pas moins qu'un très grand nombre des variations présentées *actuellement* par les organismes sous l'influence des conditions externes sont adaptatives.

Cette constatation nous amène tout naturellement à un deuxième ordre de faits : l'adaptation très générale non plus des individus, mais des espèces animales ou végétales à leur milieu. Cette adaptation se trouve souvent réalisée par un luxe de moyens déconcertant, et par une modification des parties dans le sens même du fonctionnement utile. Il suffit de songer aux multiples et corrélatives particularités morphologiques et physiologiques qui caractérisent les oiseaux bons voiliers, les mammifères marins, les animaux coureurs, fouisseurs, sauteurs, carnassiers, insectivores, rongeurs, édentés, granivores, les plantes aquatiques ou des climats secs, les êtres parasites, pour évoquer une immense série d'adaptations remarquables.

Ces adaptations sont telles que des organismes appartenant à des lignées d'origine très différente, mais vivant dans les mêmes conditions de milieu, arrivent à présenter une extraordinaire ressemblance, par convergence, par similitude de leurs caractères adaptatifs héréditaires.

Comment, après cela, ne pas être amené à penser que l'adaptation de la lignée n'est autre chose que le résultat, transmis héréditairement, de l'adaptation individuelle des ancêtres aux conditions extérieures ? Ce sont, nous allons le voir, ces idées directrices qui ont inspiré LAMARCK, lorsqu'à une époque où l'état de la biologie n'en permettait pas la critique, le fondateur du transformisme formula, pour la première fois, une conception d'ensemble du mécanisme de l'évolution des êtres vivants.

Conception de Lamarck

J'exposerai avec quelque détail les vues de LAMARCK, parce qu'elles ont au moins un grand intérêt historique. Je le ferai, autant que possible et pour ne pas déformer sa pensée, comme cela est arrivé si souvent, au moyen d'une série de citations.

L'évolution des êtres vivants dépend de deux facteurs, le *temps* et les *circonstances* : « Il paraît, comme je l'ai déjà dit, que du temps et des circonstances favorables sont les deux principaux moyens que la nature emploie pour donner l'existence à toutes ses productions... » ⁽¹⁾.

1° *Le temps* : « On sait que le temps n'a point de limite pour elle (la nature) et qu'en conséquence elle l'a toujours à sa disposition » ⁽²⁾.

« Je sais bien que pour nous l'apparence doit présenter à cet égard une stabilité que nous croirons constante, quoiqu'elle ne le soit pas véritablement; car un assez grand nombre de siècles peuvent être une durée insuffisante pour que les mutations dont je parle soient assez fortes pour que nous puissions nous en apercevoir » ⁽³⁾.

2° *Les circonstances* : « Les principales naissent de l'influence des climats, des variations de température de l'atmosphère et de tous les milieux environnants, de la diversité des lieux, de celle des habitudes, des mouvements, des actions, enfin de celle des moyens de vivre, de se conserver, se défendre, se multiplier, etc., etc.... » ⁽⁴⁾.

Ces circonstances peuvent donc se classer en deux catégories : les conditions extérieures proprement dites, d'une part ; d'autre part les réactions fonctionnelles des organismes (habitudes, mouvements), qui sont à la base de la conception des effets de l'usage et du non usage.

A) *Les conditions extérieures*

« L'influence des localités et des températures sont si frappe-

⁽¹⁾ Discours de l'an VIII, p. 27 (*Bulletin scientif. France et Belgique*, t. XL, 1907).

⁽²⁾ Discours de l'an VIII, p. 27.

Id.

⁽³⁾ Discours de l'an X, p. 81.

Id.

⁽⁴⁾ Discours de l'an VIII, p. 27

Id.

tes, que les naturalistes n'ont pu s'empêcher d'en reconnaître les effets sur l'organisation, les développements et les facultés des corps vivants qui y sont assujettis.

« On savait depuis longtemps que les animaux qui habitent la zone torride sont fort différents de ceux qui vivent dans les autres zones... ⁽¹⁾ ».

« Tous les Botanistes savent que les végétaux qu'ils transportent de leur lieu natal dans les jardins pour les cultiver, y subissent peu à peu des changements qui les rendent à la fin méconnaissables. Beaucoup de plantes, très velues naturellement, y deviennent glabres ou à peu près ; quantité de celles qui étaient couchées et traînantes, y voient redresser leur tige ; d'autres y perdent leurs épines ou leurs aspérités ; enfin, les dimensions des parties y subissent des changements que les circonstances de leur nouvelle situation opèrent inmanquablement. Cela est tellement, reconnu que les Botanistes n'aiment point les décrire à moins qu'elles ne soient nouvellement cultivées... ⁽²⁾ ».

« Lorsque le *ranunculus aquatilis* habite dans des eaux profondes, tout ce que peut faire son accroissement, c'est de faire arriver l'extrémité de ses tiges à la surface de l'eau où elles fleurissent. Alors la totalité des feuilles de la plante n'en offre que de finement découpées. Si la même plante se trouve dans des eaux qui ont peu de profondeur, l'accroissement de ses tiges peut leur donner assez d'étendue pour que les feuilles supérieures se développent hors de l'eau ; alors ses feuilles inférieures seulement seront partagées en découpures capillaires, tandis que les supérieures seront simples, arrondies, et un peu lobées. Ce n'est pas tout, lorsque les graines de la même plante tombent dans quelque fossé où il ne se trouve plus que l'eau ou l'humidité nécessaire pour les faire germer, la plante développe toutes ses feuilles dans l'air, et alors aucune d'elles n'est partagée en découpures capillaires, ce qui donne lieu au *ranunculus hederaceus*, que les Botanistes regardent comme une espèce » ⁽³⁾.

LAMARCK cite également l'exemple de *juncus Bufonius*, qui s'il est appelé à vivre dans l'eau prend une forme différente, décrite comme une espèce, le *juncus supinus*.

(1) Discours an X, p. 77.

(2) Discours de l'an X, p. 81.

(3) Discours de l'an X, p. 82.

« Que sont nos fruits cultivés, ajoute LAMARCK, notre froment, nos choux, nos laitues, etc.... si ce n'est le produit des mutations que nous avons opérées nous-mêmes sur ces végétaux, en changeant par notre culture les circonstances de leur situation ? Qu'on les trouve maintenant quelque part en cet état, dans la nature ! (1) »

B) *Habitudes ; usage, non usage.*

Par suite des diverses influences, constituant les facteurs externes, « ... les facultés s'étendent et se fortifient par l'usage, se diversifient par les nouvelles habitudes longtemps conservées, et insensiblement la conformation, la consistance, en un mot, la nature et l'état des parties, ainsi que des organes, participent des suites de toutes ces influences, se conservent et se propagent par la génération ».

« L'oiseau que le besoin attire sur l'eau pour y trouver la proie qui le fait vivre, écarte les doigts de ses pieds lorsqu'il veut frapper l'eau et se mouvoir à sa surface. La peau qui unit ces doigts à leur base, contracte par là l'habitude de s'étendre. Ainsi avec le temps, les larges membranes qui unissent les doigts des canards, des oies etc... se sont formées telles que nous les voyons ».

Mais celui que la manière de vivre habitue à se poser sur les arbres a nécessairement à la fin les doigts des pieds étendus et conformés d'une autre manière. Les ongles s'allongent, s'aiguisent et se courbent en crochets « pour embrasser les rameaux sur lesquels l'animal se repose si souvent (2) ».

« Il m'est aisé de faire voir que l'habitude d'exercer un organe dans tout être vivant qui n'a pas atteint le terme de la diminution de ses facultés, non seulement perfectionne cet organe, mais même lui fait acquérir des développements et des dimensions qui le changent insensiblement ; en sorte qu'avec le temps, elle le rend fort différent du même organe considéré dans un autre être vivant qui ne l'exerce point ou presque point. Il est aussi très facile de prouver que le défaut constant d'exercice d'un organe l'appauvrit graduellement et finit par l'anéantir.

« Si, à deux enfants nouveau-nés et de sexes différents, l'on

(1) Discours de l'an XI, p. 104.

(2) Discours de l'an X, p. 74.

masquait l'œil gauche pendant le cours de leur vie : si ensuite on les unissait ensemble, et l'on faisait constamment la même chose à l'égard de leurs enfants, ne les unissant jamais qu'entre eux, je ne doute pas qu'au bout d'un grand nombre de générations, l'œil gauche chez eux ne vint à s'oblitérer naturellement et insensiblement à s'effacer. Par la suite même d'un temps énorme, les circonstances nécessaires restant les mêmes, l'œil droit parviendrait petit à petit à se déplacer.

« Mettons cela en évidence par la citation de faits connus. Des yeux à la tête sont une partie essentielle du système d'organisation des mammaux.

« Cependant la taupe, qui par ses habitudes fait très peu d'usage de la vue, n'a que des yeux très petits et à peine apparents, parce qu'elle exerce très peu cet organe.

« *L'aspalax* d'Olivier (*Bulletin des sc.*, n° 38, p. 105) qui vit sous terre comme la taupe et qui vraisemblablement s'expose encore moins qu'elle à la lumière du jour a totalement perdu l'usage de la vue. Aussi n'offre-t-il plus que des vestiges de l'organe qui en est le siège ; et encore ces vestiges sont tout à fait cachés sous la peau et sous quelques autres parties qui les recouvrent et ne laissent plus le moindre accès à la lumière. En revanche, le besoin d'entendre ayant contraint ce petit animal à exercer continuellement son ouïe, a fortement agrandi en lui l'appareil intérieur de cet organe ⁽¹⁾ ».

LAMARCK cite encore le cas des animaux sans dents (fourmilier, oiseaux), des échassiers, de la corne des pieds des quadrupèdes, de la séparation des doigts des grimpeurs, l'adaptation des animaux domestiques, etc.

Enfin nous trouverons dans une dernière citation l'assurance que ces modifications dues aux circonstances sont susceptibles d'être transmises aux descendants. C'est la première expression de *l'hérédité des caractères acquis* :

« Or, chaque changement acquis dans un organe par une habitude d'emploi suffisante pour l'avoir opéré, se conserve ensuite par la génération, s'il est commun aux individus qui dans la fécondation concourent ensemble à la reproduction de leur espèce. Enfin ce changement se propage et passe ainsi dans tous les individus qui se succèdent et qui sont soumis aux mêmes

(1) Discours de l'an X, p. 73-74.

circonstances, sans qu'ils aient été obligés de l'acquérir par la voie qui l'a réellement créée ⁽¹⁾ ».

Telles sont les grandes lignes de la conception de LAMARCK. On voit tout de suite que si cette théorie est basée sur des variations individuelles d'origine externe dont l'existence est incontestable, elle n'explique nullement comment ces variations individuelles sont susceptibles de se retrouver identiques chez les descendants. On se heurte immédiatement à des difficultés que, répétons-le pour ne pas paraître en faire une critique, LAMARCK n'avait pas à prendre en considération à son époque, mais qui, aujourd'hui, nous apparaissent primordiales.

Tout ce que nous ont appris la physiologie des êtres vivants, comme l'embryologie et la tératologie expérimentales, nous permet bien d'affirmer que la vie manifestée, aussi bien pendant le développement ontogénique que chez les individus adultes, dépend des échanges incessants entre l'organisme et son milieu. L'étude de l'un ne se comprend pas sans la connaissance de l'autre, car c'est de ces deux termes que dérivent la forme et le fonctionnement d'un être vivant à un moment quelconque de son existence. Le problème qui se pose incessamment est, par suite, de savoir *dans quelle mesure*, telle ou telle morphologie, telle ou telle variation dépendent de la constitution de l'organisme et des conditions de l'environnement. On peut être assuré que l'un et l'autre de ces facteurs interviennent, mais avec des valeurs différentes.

Lorsqu'au contraire nous passons de l'étude d'un être vivant considéré individuellement à celle de sa lignée, c'est-à-dire lorsque nous passons du point de vue physiologique au point de vue évolutif, rien ne nous permet d'affirmer, *à priori*, que l'évolution de cette lignée dépend nécessairement, et dans la même mesure, du conflit existant entre les divers individus et le milieu. Certains auteurs vont même jusqu'à nier toute dépendance de l'évolution de la lignée vis-à-vis du milieu, tandis que LAMARCK rattache presque exclusivement cette évolution aux circonstances extérieures. Il est vraisemblable que ces deux points de vue sont également faux en raison de leur exclusivisme. Nous pouvons, en tout cas, affirmer que toute théorie qui, sans preuve positive,

(1) Discours de l'an X, p. 77.

rattache l'évolution des êtres aux circonstances extérieures, en se basant sur le fait qu'il en est ainsi au cours du développement individuel, est basée sur une analogie non démontrée.

Nous devons donc exiger la preuve irréfutable que les variations individuelles d'origine externe sont bien des variations héréditaires. Si oui, nous serons en droit d'attendre qu'on nous explique par quel mécanisme une variation individuelle, en apparence locale, exerce sur les cellules génitales une action telle que cette variation réapparaisse chez les descendants, même si les conditions extérieures qui lui ont primitivement donné naissance font défaut. A la vérité, cette deuxième question est moins importante que la première. Si le caractère héréditaire des variations incriminées était démontré péremptoirement, le fait que nous ne comprenions pas par quel mécanisme cela peut être réalisé mesurerait seulement notre ignorance, et ne pourrait être présenté comme une critique.

Cette réserve faite, voyons comment un lamarckien moderne, que double un sens profond de la biologie générale, F. LE DANTEC, conçoit le mécanisme de l'évolution des êtres vivants.

Conception de F. Le Dantec

La caractéristique de la vie manifestée est l'assimilation, c'est-à-dire l'accroissement d'une substance vivante de composition donnée, aux dépens des aliments empruntés au monde extérieur, tout en conservant sa constitution physico-chimique propre. Tant qu'une cellule assimile, c'est-à-dire tant qu'elle fonctionne, il n'y a aucune place pour une variation réelle. Il peut tout au plus survenir des variations apparentes, dues aux substances résiduelles (réserves, tissus squelettiques) variant avec les divers aliments, mais la composition de la substance vivante reste intacte.

Lorsqu'au contraire, la substance vivante cesse de fonctionner et n'assimile plus, elle est l'objet d'une destruction qui, selon toutes chances, détruira inégalement les différents éléments qui la constituent. Au bout d'un temps donné, cette usure inégale aura modifié les proportions de ces divers éléments. Si, à ce moment, une nouvelle assimilation est possible, l'être assimilera en gardant la nouvelle constitution. Il y aura

donc eu variation quantitative, ou si, plus exceptionnellement, une substance constituante a changé de nature, variation qualitative.

Les variations de la substance vivante dépendent donc étroitement des conditions extérieures, puisque celles-ci déterminent les périodes de fonctionnement ou de repos, mais elles sont conditionnées, d'une façon encore plus stricte, par les conditions internes, puisqu'en dernière analyse elles ne sont que le résultat d'une destruction inégale, et effectuée un peu au hasard, des différents constituants de la cellule vivante.

Les variations qui ont ainsi pour siège les différents plastides qui constituent un organisme, s'effectuent dans tous les sens. Comment se fait-il que les variations globales de l'animal soient généralement adaptatives ? Ceci est dû exclusivement aux conditions dans lesquelles s'opère la *sélection* entre les différents plastides. Dans un organisme polyplastidaire, les rapports entre les plastides sont réglés par les phénomènes de corrélation et de coordination. La *corrélation* résulte du fait que tout plastide d'un animal exerce sur le milieu intérieur et conséquemment sur tous les autres plastides une influence indéniable : « il sera impossible qu'un ou plusieurs éléments varient sans que tous les autres subissent plus ou moins le contre-coup de cette variation et varient eux-mêmes plus ou moins ⁽¹⁾ ».

Il faut, d'autre part, qu'à chaque instant le fonctionnement des différents plastides et la corrélation qui en résulte soient tels que l'animal puisse continuer à vivre, c'est-à-dire qu'ils n'empêchent pas la *coordination*, « l'agencement général des parties du corps qui fait que, abandonné à lui-même, dans un milieu donné, ce corps renouvelle son milieu intérieur d'une part et d'autre part évite jusqu'à sa mort toutes les chances de destruction ⁽²⁾ ».

La forme du corps à un moment donné est donc une conséquence directe de la constitution chimique des plastides (à chaque constitution correspond une forme d'équilibre donnée) et de l'action des circonstances extérieures.

Lorsque les circonstances n'obligent pas l'organisme à modifier sa coordination, c'est-à-dire à fonctionner de façon à prendre

(1) LE DANTEC. *Evolution individuelle et hérédité*, p. 4.

(2) LE DANTEC. *loc. cit.*, p. 4.

une forme différente, la corrélation intérieure se maintient grâce à une double sélection. L'assimilation fonctionnelle, en entretenant la coordination, conserve à chaque tissu son caractère topographique propre (muscle, épithélium, glande, etc....) ; d'autre part les plastides ayant varié de façon nuisible, incompatible avec les conditions réalisées à ce moment, disparaissent. Seuls persistent ceux qui ont une constitution compatible avec ces conditions.

Les circonstances extérieures viennent-elles à changer, et par suite l'être vivant est-il tenu, sous peine de mort, de modifier sa coordination générale, la double sélection opère de la façon suivante. L'assimilation fonctionnelle donne, à chaque tissu, un caractère topographique adéquat à la nouvelle coordination de l'individu ; la sélection dans le milieu intérieur tend à adapter l'ensemble des éléments à la nouvelle forme du corps, de façon à produire une corrélation compatible avec la nouvelle coordination générale. Cette transformation est lente et graduelle.

Au fond, cette *adaptation* directe, individuelle des organismes pluricellulaires aux circonstances extérieures ne se réalise que « parce que la sélection naturelle choisit, dans leurs éléments histologiques, ceux qui correspondent à cette adaptation individuelle de l'ensemble ».

Une des caractéristiques du système de LE DANTEC, c'est donc la part considérable qu'il donne à la sélection entre éléments histologiques, sélection qui n'est pas, à proprement parler, le résultat d'une lutte entre plastides plus ou moins aptes, mais une façon d'exprimer le fait qu'un plastide qui par sa constitution est en dehors de la coordination générale ne fonctionne pas, par suite se détruit, tandis qu'un plastide qui par sa constitution est conforme à la coordination générale fonctionne, c'est-à-dire assimile et peut se multiplier.

Le fait de l'adaptation résulte simplement de ce que toute variation, incompatible avec la coordination, si elle ne disparaît pas, entraîne la mort et qu'il n'est dès lors plus question de l'être ainsi détruit.

Voyons maintenant comment les variations acquises peuvent être *héréditaires*.

L'œuf renferme toutes les substances qui se trouveront dans les différents plastides qui en proviendront. Ces substances com-

munes à tous les éléments d'un être, c'est le *patrimoine héréditaire*. C'est ce patrimoine qui détermine la forme de l'animal ; à chaque patrimoine correspond une forme d'équilibre déterminée.

Inversement, nous avons vu que sous l'influence des circonstances extérieures, la forme d'un animal pouvait changer et que, conséquemment, par sélection, la constitution chimique des plastides intéressés variait de façon à permettre la nouvelle coordination. Mais aucune variation de plastide n'est à proprement parler locale. La corrélation fait qu'elle intéresse en même temps tous les plastides y compris les cellules reproductrices.

Une modification morphologique, d'ordre colloïdal, entraîne donc une modification de la constitution chimique de tous les plastides y compris les cellules reproductrices, la transformant petit à petit en une nouvelle constitution compatible avec la nouvelle forme générale du corps.

Mais inversement la nouvelle constitution chimique de l'œuf déterminera pendant l'ontogénèse, précisément, par réversibilité, la nouvelle forme d'équilibre qui lui a donné naissance, même si les circonstances extérieures ne l'exigent plus.

L'hérédité des caractères acquis est donc basée sur l'*unité* de l'organisme et l'action réversible de *la forme sur la structure moléculaire et inversement*.

Comme on le voit, le système de LE DANTEC se présente comme une suite de déductions parfaitement logiques. Bien entendu ce n'est pas n'importe quelle variation due aux circonstances extérieures qui sera héréditaire. Il ne peut être question de caractères acquis que pour des modifications définitives, suffisamment profondes pour se trouver inscrites au patrimoine héréditaire.

Mais de telles modifications existent-elles ? Pour l'auteur cela ne saurait faire de doute et il cite un exemple qui lui paraît suffisamment démonstratif. Cet exemple, emprunté aux travaux du paléontologiste américain HYATT, a trait à certaines particularités relevées dans l'évolution des céphalopodes fossiles. On sait que ceux-ci, après avoir été représentés par des formes droites ou simplement arquées, s'enroulèrent progressivement, formant une coquille à tours de spire de plus en plus serrés, puis

à la fin de leur évolution se déroulèrent, faisant retour à des formes droites ou arquées. Si on examine les coquilles adultes à tours de spire très serrés et engainés l'un dans l'autre, on remarque l'existence d'un sillon dorsal qui épouse dans tous ses détails la forme du tour de spire sous-jacent, ce qui fait penser que le sillon est le résultat de l'inscription, par pression, des tours de spire les uns sur les autres. Or, chez les jeunes Céphalopodes, où l'enroulement n'est pas encore aussi serré qu'il le sera chez l'adulte, on remarque déjà l'existence du sillon qui peut être ainsi interprété comme la manifestation d'un caractère acquis chez les ancêtres par déformation mécanique et qui se développe maintenant par hérédité, avant que la cause mécanique primitive soit à nouveau intervenue.

Cette explication est évidemment la plus vraisemblable. Cependant elle n'est peut-être pas définitive. On peut tout aussi bien penser que l'existence du sillon, d'une part, de l'enroulement serré d'autre part, peut être le résultat de deux causes internes ayant agi simultanément, sans dépendre nécessairement l'une de l'autre, pour réaliser le type de Céphalopodes à tours de spire serrés et que l'une de ces causes, au cours de l'ontogenèse, se trouve intervenir d'une façon plus précoce que l'autre.

Autres conceptions lamarckiennes.

J'ai cité longuement la théorie de LE DANTEC parce qu'elle représente, actuellement, l'œuvre lamarckienne la plus cohérente, basée sur des notions de saine biologie générale et sur des déductions parfaitement logiques. Beaucoup d'autres auteurs ont formulé des théories incomplètes ou émis simplement leurs vues personnelles sur telle ou telle question.

Dans un livre récent où il a démontré avec le plus grand talent, que toute la vie d'un être, de sa formation à sa mort, est le résultat des interrelations constantes existant entre l'organisme et le milieu, ET. RABAUD ⁽¹⁾ a indiqué, en quelques lignes et en passant, sa manière de voir, en ce qui concerne l'hérédité des caractères acquis. Se basant sur l'unité physiologique de l'organisme et sur la corrélation qui existe entre tous les élé-

(1) ET. RABAUD. *Transformisme et expérience*. Félix Alcan, éditeur,

ments cellulaires, il pense que les actions intervenant sur une partie du corps se propagent de proche en proche, touchant aussi bien les éléments sexuels que tous les autres éléments de l'individu, si bien que tous les éléments, sans exception, acquièrent une constitution donnée qui se traduit nécessairement, toutes choses égales d'ailleurs, par une forme donnée. Cette conception est, comme on le voit, très voisine de celle développée par LE DANTEC.

POUR TH. MONTGOMERY, les cellules différenciées du corps et les cellules sexuelles ont une constitution semblable, puisque les unes dérivent des autres. Elles doivent donc présenter les mêmes réactions générales. Or lorsqu'un être vient à être modifié sous l'influence des conditions extérieures, les cellules génitales sont nécessairement influencées dans le même sens que les autres cellules, puisque toutes sont en relation constante entre elles par le milieu intérieur.

C'est également le milieu intérieur, c'est-à-dire le sang ou plus généralement les sucs de l'organisme, qui, d'après O. HERTWIG, RABL, KASSOWITZ, HATSHECK, conduit aux éléments génitaux les substances chimiques qui sont produites dans telle ou telle partie du corps modifiée sous l'influence des conditions extérieures. Ces substances déterminent des modifications de même sens dans les éléments génitaux. D'autres auteurs, tels que HERING, TORNIER, invoquent surtout les relations nerveuses existant entre le corps et les cellules reproductrices, du moins chez les êtres pourvus d'un système nerveux.

A côté de ces conceptions partielles, il convient de rappeler le système présenté par COPE, dans lequel l'auteur reprenant, presque à la lettre, la conception de LAMARCK décrit deux modes de variations, les unes produites par les actions extérieures (physiogenèse), les autres par les effets de l'usage et du non usage (cinétogenèse). L'hérédité des caractères acquis serait due à une certaine énergie, transmise du point excité aux cellules génitales où elle se transformerait en énergie de croissance et s'ajouterait aux énergies déjà existantes. A la génération suivante cette énergie nouvelle reproduirait, par réversibilité, les mêmes variations physiologiques que celles acquises par l'ancêtre.

Cette conception, purement hypothétique, ne fait pas faire un pas à la question.

Je citerai enfin la théorie de SEMON qui identifie la mémoire, retour des processus psychiques, et l'hérédité, retour des processus de croissance. L'une et l'autre propriété seraient dues à ce que la substance vivante peut, sous l'influence d'une excitation, subir une modification durable, grâce à laquelle l'état d'excitation se reproduira plus facilement qu'avant la première atteinte.

Il serait prématuré d'essayer une critique de ces conceptions avant d'avoir en mains tous les faits expérimentaux permettant de porter sur elles un jugement bien assis. Il est cependant dans tous ces systèmes un point faible qu'il est indispensable de mettre en évidence dès maintenant. Il a trait au mécanisme de l'hérédité des variations acquises qui est la clef de voûte de ces systèmes.

Sans doute, il est certain que les cellules reproductrices ne sont pas isolées dans l'individu et que, théoriquement, elles reçoivent le contre-coup, si atténué soit-il, de tout ce qui se passe dans le reste de l'organisme. Mais, en pratique, il est non moins évident qu'une variation, survenue dans un muscle ou un os, ne retentira pas nécessairement sur la substance génitale au point d'en modifier la constitution physico-chimique. Nous pouvons même affirmer qu'il n'en est pas ainsi, car, sans cela, il n'y aurait dans la nature ni espèces, ni races, ni même de lignées relativement stables. Dans un chapitre ultérieur nous chercherons à préciser les relations que présentent les éléments génitaux avec le reste du corps. Mais nous pouvons, dès maintenant, nous demander si la coordination générale, c'est-à-dire d'après LE DANTEC lui-même, si l'agencement des parties qui permet à l'organisme de renouveler son milieu intérieur et de continuer à vivre, serait bien gravement troublé au cas où le patrimoine héréditaire des éléments génitaux ne se mettrait pas en équilibre de constitution avec la plupart des autres plastides, si autrement dit la sélection entre plastides intervient ici nécessairement. Les éléments génitaux ne sont pas pour l'individu d'une nécessité aussi immédiate que le cœur, les vaisseaux, le poumon, le rein ou le corps thyroïde. Un être ne meurt pas du fait de la castration et les modifications que produit celle-ci sont dues à la suppression des cellules interstitielles des glandes génitales et non à celle de la lignée génitale elle-même. L'unité de l'organisme

n'existe que dans la mesure où les parties sont en étroite interdépendance. Une lésion du corps thyroïde, par exemple, pourra déterminer au cours de l'ontogenèse des modifications importantes. Il est peu vraisemblable qu'une section musculaire ou l'ablation d'un orteil puisse retentir fortement sur l'organisme en voie de développement.

Ce n'est, il me semble, que tout à fait exceptionnellement que des variations individuelles acquises pourront être assez profondes pour devenir définitives, c'est-à-dire inscrites au patrimoine héréditaire. Peut-être même ce retentissement spécifique sur les cellules reproductrices est-il impossible ? C'est le point de vue que nous allons voir soutenir par WEISMANN dans sa célèbre critique de l'hérédité des caractères acquis.

La théorie de Weismann et la non hérédité des caractères acquis.

La caractéristique de la théorie de WEISMANN, du moins de celle qu'il a d'abord exposée dans ses *Essais sur l'Hérédité*, réside dans la différence d'essence qu'il place entre les cellules du corps ou *soma* et les cellules germinales, et dans l'absence de toute action possible du *soma* sur le *germen*, c'est-à-dire dans la négation de toute hérédité des caractères acquis.

L'auteur est parti de la conception suivante : les Protozoaires se reproduisent indéfiniment, ils sont immortels. Chez les Méta-zoaires, au contraire, les cellules du corps sont susceptibles de se multiplier plus ou moins longtemps, mais elles ne peuvent pas reproduire un individu nouveau. Seules, les cellules génitales ont cette propriété ; seule leur lignée cellulaire transmet de génération en génération l'immortalité des ancêtres unicellulaires. Les deux catégories de cellules, cellules somatiques et cellules germinales, ont donc une constitution différente, le *soma* ne renfermant que du plasma somatique, le *germen* seul contenant du plasma germinatif. Quelles relations existent entre ces deux plasmas ? Comment les plasmas somatiques dérivent-ils du plasma germinatif ? Qu'est-ce d'abord que ce plasma germinatif ?

L'œuf qui va donner naissance à un individu est formé d'une substance de composition et de structure données qui détermine

tout l'avenir de l'individu. C'est le plasma germinatif transmis par les parents : « Depuis le moment où commencent les préliminaires de la première segmentation de la cellule œuf, l'avenir de l'organisme est déterminé; il est décidé s'il sera plus grand ou plus petit, s'il ressemblera au père ou à la mère; les détails même, et les particularités les plus minutieuses sont décidées... Cependant, on n'en peut douter, il reste encore un certain champ à l'action des conditions extérieures d'existence qui viennent encore bien influencer l'organisme en développement, mais ce champ est restreint et ne forme qu'une petite région mobile, autour d'un point central fixe qui est fourni lui-même par l'hérédité ⁽¹⁾ ».

Au cours de l'ontogénèse, les divisions cellulaires qui succèdent l'une à l'autre ne sont pas égales. Le plasma germinatif se dissocie entre les différentes lignées de cellules, celle, par exemple, qui devra donner naissance à l'ectoderme emportant, à l'exclusion des autres, les parties qui conditionnent la formation des téguments et du système nerveux. Cet émiettement du plasma germinatif initial aboutit dans chaque cellule à la formation d'un plasma somatique qui ne comprend plus, du plasma germinatif, que les parties déterminant les caractères particuliers de cette cellule. Au cours de l'ontogénèse, les plasmas présentent donc une simplification et une différenciation progressives. Il est cependant une lignée cellulaire qui conserve intégralement le plasma germinatif initial, c'est celle qui aboutit à la formation des cellules génitales de l'individu. Seules, de tout le corps, ces cellules renfermeront tous les éléments du plasma germinatif de l'œuf; seules, elles seront capables de reproduire à nouveau l'organisme en son entier.

Il y a donc une opposition tranchée entre les cellules somatiques et le germen. Ce germen est transmis d'ascendants à descendants, si bien que « les cellules germinatives des générations successives se comportent comme une suite d'êtres unicellulaires qui résultent les uns des autres par le processus de la génération ». Les divers individus ne sont que des mailles successives de ce chaînon.

Cette indépendance du soma et du germen étant admise, il n'y

(1) WEISMANN, *Essais sur l'Hérédité*, p. 153.

a plus de place pour une influence de celui-là sur celui-ci. Il ne saurait être question d'hérédité des caractères acquis. Les variations somatiques présentées par un individu sous l'influence des conditions extérieures restent strictement somatiques et ne peuvent être transmises à la lignée de ce plasma germinatif dont la continuité, à travers les générations, est la condition même de l'hérédité.

Sans doute, WEISMANN ne nie pas d'une façon catégorique que le milieu et l'état du soma ne puissent exercer une influence sur le germen, mais cette influence est d'une nature bien différente de l'action spécifique que suppose la théorie de l'hérédité des caractères acquis : « Les cellules génitales sont, en effet, contenues dans l'organisme adulte et les influences externes qui peuvent agir sur elles sont essentiellement déterminées par l'état de l'organisme qui les recèle. S'il est bien nourri, les cellules génitales sont abondamment alimentées, et inversement, s'il est faible et maladif, elles ne se développent que d'une façon chétive, et l'on peut supposer que les influences de ce genre peuvent agir d'une façon plus spécialisée, c'est-à-dire agir sur certaines parties isolées, seulement, des cellules germinales. Mais ceci est, en vérité, tout autre chose que de croire, comme certains le voudraient, que l'organisme peut transmettre aux cellules germinales les modifications qui lui ont été imprimées par les agents extérieurs, de telle sorte qu'elles se représenteront, à la génération suivante, au même moment et au même point de l'organisme que chez les parents ⁽¹⁾ ».

« Je suis très éloigné de soutenir, nous dit encore WEISMANN, que le plasma germinatif qui, dans ma théorie, passe d'une génération à l'autre comme l'agent de l'hérédité, demeure absolument immuable ou tout à fait insensible aux influences provenant de l'organisme dans lequel il revêt la forme des cellules germinatives. J'ai plutôt admis qu'une influence des organismes sur leurs cellules germinatives, influence capable de les modifier, est possible et même jusqu'à un certain point inévitable... Un changement de croissance à la périphérie comme l'ostéome ne provoquera jamais dans la structure moléculaire du plasma germinatif un changement tel que la disposition à l'ostéome soit accrue, et

(1) *Essais sur l'Hérédité*, p. 155.

que par suite le fils hérite d'une sensibilité plus grande des os ou de l'os unique en question : la cellule germinative répondra simplement aux quelques changements dans l'alimentation provoqués par « l'accroissement à la périphérie » par un changement dans le volume, dans le nombre ou peut-être aussi dans la disposition de ses éléments moléculaires. Que ce dernier cas puisse se réaliser, on a le droit d'en douter, mais en tout cas — si la chose est possible — la qualité du changement du plasma germinatif n'a rien à faire, avec la qualité du « caractère acquis », mais seulement avec son influence sur les conditions générales d'alimentation ⁽¹⁾ ».

Le poids de la critique de WEISMANN est incontestable. Il semble, à raisonner avec lui, que l'hérédité des caractères acquis, qui paraissait si naturelle dans les théories précédentes, se heurte maintenant à un tissu d'invéraisemblances. Seulement, et c'est le sort de toutes les vues théoriques, l'argumentation de WEISMANN pêche par la base.

Que l'hérédité des caractères acquis soit un phénomène rare et répondant à des conditions assez spéciales, cela est vraisemblable : Mais sommes-nous en droit d'en nier l'existence en nous basant sur la séparation irréductible que l'auteur établit entre le soma et le germen ? Cette séparation ne serait-elle pas elle-même une simple vue de l'esprit ?

Comment expliquer, si les cellules somatiques ne contiennent pas de plasma germinatif, qu'un fragment de feuille de *Bégonia* puisse engendrer une plante complète avec ses organes génitaux, qu'il en soit de même pour un morceau de tige de *Troëne*, pour un tubercule de *Pomme de terre*, un bulbe d'*Iris*, ou l'écusson d'un *Rosier greffé* sur un *églantier* ? Comment comprendre que certains animaux se reproduisent par bourgeons, c'est-à-dire par des îlots de cellules somatiques, que d'autres, après avoir présenté une génération asexuée, redonnent une génération sexuée, que, de certains *Vers* coupés en deux, les deux tronçons régénèrent réciproquement les parties manquantes ?

Devant les objections de cet ordre qui n'ont pas manqué de surgir, WEISMANN a dû admettre que les cellules somatiques pouvaient, elles aussi, contenir en réserve du plasma germinatif et

(1) *Essais sur l'Hérédité*, p. 168.

dès lors ce fut tout l'échafaudage de sa théorie qui s'écroula.

Sa conception de la prédétermination et de la différenciation progressive des diverses lignées cellulaires, au cours de l'ontogénèse — par réduction, à chaque nouvelle division, du plasma germinatif — n'apparaît pas plus exacte, depuis que l'on a montré qu'un blastomère du stade deux ou même du stade quatre pouvait, dans certaines conditions, redonner l'organisme en entier et depuis que se sont accumulés les faits connus de régénération.

Je ne crois pas utile pour le moment de prolonger la discussion entre les deux conceptions lamarekienne et weismannienne. Nous manquons pour les juger de la véritable base scientifique, des faits. Voyons si l'analyse de ces derniers fera pencher la balance dans un sens ou dans l'autre et nous permettra de conclure pour ou contre l'hérédité des caractères acquis.

II

FAITS ET EXPÉRIENCES RELATIFS A L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

Avant de passer en revue les faits relatifs à l'hérédité ou à la non hérédité des caractères acquis, il est important de préciser ce que l'on entend par *caractères acquis* de façon à définir les conditions auxquelles devra correspondre une expérience faite correctement.

Une première définition, au sens large, de l'hérédité des caractères acquis serait celle-ci : Un individu ayant subi une variation sous l'influence du milieu, il en résulte une modification générale de cet individu, y compris ses cellules génitales, qui se traduira, chez ses descendants, par quelque modification qui ne sera pas forcément identique, ni même analogue, à celle présentée par les parents. Une semblable définition exclut en réalité l'hypothèse des caractères acquis proprement dits et ne rend plus compte du mécanisme de l'adaptation.

Au sens propre du mot, l'hérédité des caractères acquis peut être envisagée de la façon suivante : Une variation donnée étant

survenue dans un organisme sous l'influence de facteurs externes, il en résulte une modification globale de cet organisme, y compris ses éléments génitaux, mais de nature telle que les descendants présenteront exactement, par réversibilité, la variation des parents.

Ici, il faut encore envisager deux hypothèses. Dans un cas l'action extérieure porte uniquement, pour employer le langage weismannien, sur le soma et retentit secondairement, par l'intermédiaire des variations somatiques, sur le germe. C'est le cas type de l'hérédité des caractères acquis. Dans l'autre cas l'action externe peut s'exercer simultanément et directement sur le soma et sur le germe, ou même presque exclusivement sur le germe. C'est le cas de certains agents physiques, tels que les rayons X, les variations de température du milieu, etc. On ne sait jamais alors s'il s'agit de variations somatiques transmises au germe ou de variations parallèles du soma et du germe.

Pour qu'une expérience offre toutes les garanties désirables, il faudra donc : 1° Produire, par une modification connue du milieu, une variation donnée dans un organisme, en s'assurant que c'est bien à la modification des facteurs externes qu'est due cette variation.

2° Constater la réapparition chez les descendants d'une façon régulière, au moins pendant une ou quelques générations, de la variation observée chez les parents, même si les conditions anormales du milieu ont été supprimées.

Voyons maintenant les principaux faits qui sont apportés en faveur de la conception de l'hérédité des caractères acquis et constatons tout d'abord que ces faits sont peu nombreux, que ce sont toujours les mêmes qui reviennent dans les discussions, ce qui tend à démontrer que leur fréquence est certainement moindre que bien des biologistes ne se le sont imaginés.

Je diviserai ces faits en deux groupes : ceux dans lesquels l'action extérieure envisagée a pu agir simultanément et directement sur le soma et le germe (température, climat, rayons X, etc...), ceux dans lesquels l'action extérieure n'a pu influencer le germe qu'indirectement par l'intermédiaire du soma (variations dans l'alimentation, mutilations).

**Premier groupe d'expériences : Action directe possible
sur le germe**

1° *Variations liées à des changements de température.* — En soumettant des chrysalides de *Vanessa urticae* à un abaissement de température, STANDEUSS (53) observa que sur 2.000 chrysalides ainsi traitées, 40 donnèrent naissance à des formes aberrantes. Ces formes anormales, croisées entre elles, donnèrent plus de 2.000 chenilles qui furent élevées à la température ordinaire, mais dont 204 seulement aboutirent à l'adulte, par suite d'une circonstance accidentelle. Parmi les 204 papillons, 4 présentaient une aberration semblable à celle des parents. Se basant sur son expérience personnelle, l'auteur estime qu'un semblable pourcentage, bien que faible, ne se rencontrerait jamais dans la descendance d'individus normaux. Aussi est-il porté à voir dans ce fait un cas d'hérédité.

De même FISCHER (21), expérimentant sur des chrysalides d'*Arctia caja*, divisa un lot de 102 chrysalides de descendance normale en deux séries : 54 furent soumises aux conditions ordinaires de température et ne donnèrent que des papillons normaux ; 48 furent soumises à l'action d'un froid intermittent de — 8°. De ces dernières, naquirent 41 papillons aberrants, chez lesquels les taches brunes des ailes antérieures et les taches noires des ailes postérieures étaient plus ou moins élargies. FISCHER accoupla un mâle et une femelle rendus ainsi mélaniques ; il en résulta 173 chrysalides qui donnèrent naissance d'abord à des papillons normaux, puis à des papillons éclos plus tardivement dont 17 étaient modifiés dans le sens des parents.

Dans ces expériences et dans toutes les expériences analogues un fait frappe immédiatement. Il n'y a jamais qu'une faible partie des individus soumis à la modification de température qui présentent une variation. Pourquoi la modification du milieu, si elle est réellement la cause de la variation, ne la détermine-t-elle pas chez tous les individus qui y ont été soumis ? Sans doute on répondra qu'il y a toujours des variations dans la constitution des individus, que certains sont susceptibles de modifications, tandis que d'autres n'ont pas cette possibilité dans les mêmes conditions. Mais alors la variation du milieu ne serait-elle pas que l'oc-

casion de la modification organique et celle-ci ne serait-elle pas déterminée chez les êtres qui la présentent, précisément par la constitution qu'ils possédaient avant l'expérience? Cette interprétation est d'autant plus admissible que parfois les mêmes modifications peuvent survenir chez les organismes de même espèce, aussi bien sous l'influence d'un abaissement que d'une élévation de température.

Ces expériences manquent incontestablement de la précision nécessaire pour établir nettement le déterminisme des variations constatées. On peut notamment se demander si c'est bien le changement de température qui a modifié les parents et si, d'autre part, les quelques descendants modifiés dans le sens des parents le sont bien par hérédité et non par suite de quelque influence extérieure méconnue. Les conditions du milieu sont évidemment trop mal définies pour que de telles recherches on puisse tirer aucune conclusion ferme.

De très intéressantes expériences, qui toutefois n'échappent pas plus que les précédentes à l'objection de WEISMANN de l'action simultanée possible de l'agent extérieur sur le soma et le germen, ont été réalisées par KAMMERER (34), sur des Salamandres. *Salamandra atra*, qui vit dans les régions élevées, est vivipare tandis que *Salamandra maculosa* vivant dans la plaine est ovipare. Chez *Salamandra atra*, la plupart des œufs sont détruits par adelphophagie et seuls deux œufs évoluent, en donnant naissance à des petits qui sortent complètement développés de l'utérus maternel. Or, si on soumet ces Salamandres des régions élevées et froides à une température chaude (30°) et humide, le développement est accéléré, une dizaine d'œufs peuvent évoluer simultanément et il naît ainsi autant de têtards munis de branchies, comme dans le cas de *Salamandra maculosa*. Cette modification serait susceptible de devenir héréditaire, car, une fois, cinq petits conservèrent le mode de reproduction acquis par les parents.

En soumettant des *Lacerta muralis* à l'action d'une température élevée, KAMMERER observa, chez les femelles, une variation progressive de la couleur et des dessins de la peau. Ces modifications ne sont pas définitivement acquises chez les individus car, si on les remet dans les conditions ordinaires, ceux-ci reprennent leur coloration primitive. Cependant, et vraiment le fait paraît extraordinaire, les jeunes d'une portée de ces femelles en

voie de modification auraient présenté une modification semblable à celle de la mère et dont l'intensité aurait été précisément celle que présentait le parent au moment de la reproduction.

D'autres expériences de KAMMERER (33), où la modification de coloration des Salamandres était produite par le séjour sur des sols de couleur différente, aboutirent à des résultats comparables. On peut distinguer parmi les *S. maculosa* deux formes : l'une appelée *typica* est caractérisée par la distribution sans ordre des taches jaunes et noires des téguments ; *teniata* est une autre forme où les taches confluent en bandes longitudinales, plus ou moins nettes, avec symétrie bilatérale plus ou moins accentuée. Si on prend de jeunes *S. typica* très peu jaunes et qu'on les élève pendant trois à quatre ans sur un fond d'argile jaune, on constate une augmentation de dimension des taches jaunes préexistantes et la formation de taches jaunes nouvelles. Devenue adulte, la Salamandre, partie d'un état où le noir dominait, arrive à présenter surtout des taches jaunes. Inversement, de jeunes Salamandres très jaunes, élevées sur un fond de terre de jardin noire, deviennent de plus en plus noires, surtout sur la face dorsale.

L'action de ces sols différents est complexe. L'agrandissement des taches jaunes ou noires déjà existantes s'observe aussi bien si le fond est constitué par du papier jaune ou noir. Cette action cesse, si la Salamandre est rendue aveugle. Il s'agit donc d'une adaptation directe à la teinte du milieu, au moyen d'un réflexe dont le point de départ est représenté par l'appareil visuel et dont le point terminal est constitué par les terminaisons nerveuses aboutissant aux chromatophores. Quant à l'apparition de taches nouvelles, elle ne se produit que sur les fonds d'argile ou de terre et se trouve en relation avec les conditions de sécheresse ou d'humidité. L'argile jaune est hygroscopique et l'humidité provoque précisément le développement des taches jaunes. Inversement la terre noire est sèche et la sécheresse détermine l'apparition de nouvelles taches noires.

La descendance de ces Salamandres modifiées par ces actions complexes est très intéressante. Les descendants des Salamandres jaunies sont très nettement jaunes, même élevés sur un fond indifférent et les taches jaunes ont une symétrie bilatérale. Si on transporte ces jeunes Salamandres sur un fond d'argile jaune, on

obtient, par une sorte d'action cumulative, des animaux presque entièrement jaunes. Les descendants de Salamandres noircies se présentent aussi avec une prédominance de taches noires disposées de chaque côté de la ligne médio-dorsale. L'existence de cette symétrie bilatérale tend à rapprocher ces animaux de la forme *taniata*.

Le même auteur, au cours d'expériences effectuées sur le Crapaud accoucheur, *Alytes obstetricans*, aurait réussi à modifier l'instinct de ce Batracien, en le soumettant à certaines conditions de température et d'humidité. Bien plus cette transformation aurait été héréditaire et se serait comportée comme un caractère mendélien. Si, en effet, on croise un mâle à instinct normal avec une femelle à instinct modifié, les descendants de première génération présentent tous l'instinct normal, tandis que parmi les hybrides de deuxième génération, on observe trois quarts d'animaux normaux et un quart d'animaux à instinct modifié.

Il est incontestable que le jour où ces expériences auront pu être contrôlées, et auront été effectuées sur un nombre suffisant d'individus, elles présenteront, si toutefois leurs résultats sont confirmés, une importance qu'il serait puéril de nier.

2° *Variations liées à l'action des rayons X.* — Une variation de cet ordre a été observée par MANFRED FRÄNKEL (22), sur des Cobayes. Cet auteur soumit à l'action des rayons X, pendant une demi-heure, une femelle de cobaye âgée de 4 jours. Cette femelle grandit moins vite que les témoins; adulte, sa taille était vis-à-vis de celle des animaux normaux dans le rapport de 28 à 40. Accouplée avec un mâle normal elle mit au monde 3 petits dont 1 mort-né; les deux autres, un mâle et une femelle, se développèrent lentement et restèrent petits. Accouplés entre eux, ils donnèrent deux descendants dont l'un mourut et dont l'autre fut maintenu en vie, mais demeura encore plus petit que ses parents. La femelle irradiée donna encore, lors d'un deuxième croisement, trois descendants petits et très faibles, dont un seul resta en vie. Tous les essais de croisement ultérieurs demeurèrent stériles. L'action des rayons X paraît donc avoir sérieusement touché l'ovaire et réduit, de ce fait, la fécondité de l'animal, en même temps que la vitalité des descendants.

Une particularité très curieuse fut observée: l'animal, soumis aux rayons X, avait perdu ses poils sur une certaine région de la

tête (sous l'influence des rayons ?). Or, chez ses descendants, l'auteur put observer l'existence de cette sorte de tonsure qui se reproduisit régulièrement et au même endroit.

3° *Variations liées à l'action du climat.* — Bien que l'action du climat soit la résultante d'une série de facteurs (température, humidité, luminosité, etc.), il est incontestable que la température en est le constituant le plus important. C'est pourquoi je range dans le premier groupe les variations liées aux changements de climat. D'ailleurs les expériences ont porté surtout sur des végétaux, dont les cellules sexuelles sont beaucoup plus extériorisées que chez les animaux et par suite plus exposées à l'action directe des différentes circonstances du milieu.

Un exemple célèbre de variation sous l'influence du climat est relatif aux arbres de nos régions qui, transportés dans les pays chauds, cessent de perdre leurs feuilles, par suite de l'absence de saison froide dans leur nouvel habitat.

C'est ainsi que DETMER, se basant sur les affirmations de GARTNER, rapporta en 1887 que les Cerisiers de nos-pays, importés à Ceylan, y avaient été transformés sous l'influence du changement de climat en arbres à feuilles persistantes. Discutant l'interprétation qu'il fallait donner de ce phénomène, WEISMANN demanda la preuve que la persistance du feuillage, chez le Cerisier, était bien transmise par graines et non par simples boutures. WEISMANN n'a jamais nié, en effet, que les individus puissent transmettre l'un à l'autre leurs caractères acquis, par voie de simple multiplication, et que dans ce cas, de même que dans celui des Protozoaires, il y ait réellement hérité des caractères acquis.

La preuve réclamée par WEISMANN paraît avoir été fournie depuis par les très remarquables expériences d'ED. BORDAGE (6). Ce biologiste de haute valeur a expérimenté, à l'île de la Réunion, non pas sur le Cerisier qui s'y reproduit mal, mais sur le Pêcher qui s'y est fort bien acclimaté et y donne des fruits parvenant à maturité. On y rencontre des Pêchers à feuillage subpersistant, c'est-à-dire ne se dépouillant jamais complètement de leurs feuilles et des pêchers à feuillage caduc ; ce sont alors des arbres récemment introduits ou croissant dans des conditions de sécheresse, de froid, de vent peu compatibles avec l'apparition d'un feuillage persistant. L'acquisition de cette variation se fait très graduellement. Les premières années, les feuilles tombent

en juin, juillet et août ; les nouvelles apparaissent un peu plus tard. L'intervalle qui sépare les deux feuillaisons se raccourcit de plus en plus et, au bout d'une vingtaine d'années, la subpersistance est constituée. On trouve sur l'arbre un mélange de feuilles anciennes, de feuilles nouvelles, de fleurs et de bourgeons floraux. La variation n'est d'ailleurs pas unique : les feuilles acquièrent une coloration plus sombre, l'épiderme et la cuticule deviennent plus épais ; dans le pétiole et les nervures apparaît un tissu de soutien qui manque dans les régions tempérées. La couche séparatrice de tissu, dont la résorption provoque la chute des feuilles, ne se forme plus simultanément pour toutes les feuilles. Les écailles soi-disant protectrices des bourgeons se modifient sans disparaître. Il s'agit en somme d'une modification étendue de l'organisme, se manifestant par différentes particularités.

Celles-ci sont-elles devenues héréditaires ?

Les noyaux provenant d'arbres subpersistants, semés dans la région où poussent les parents, donnent immédiatement des arbres à feuillage subpersistant. Mais il y a plus. L'île de la Réunion présente des régions hautes, dépassant 1.000 mètres, où la température est beaucoup moins élevée et peut descendre à -4° pendant la saison fraîche. Dans ces régions, les Pêchers n'acquièrent jamais de feuillage subpersistant et continuent à présenter une période de dénudation. BORDAGE eut l'idée de semer des noyaux, fournis par des pêchers à feuillage subpersistant, dans ces endroits de climat plus froid et il constata que, même dans ces conditions, la persistance du feuillage apparaissait immédiatement chez les descendants. Le caractère acquis de la subpersistance du feuillage ne saurait, semble-t-il, être mis en doute.

Les expériences faites en soumettant des végétaux à un climat différent ne donnent pas toujours des résultats aussi nets. En 1885, SCHÜBELER a signalé que les Maïs transportés dans une zone septentrionale, telle que les environs de Christiania, y présenteraient un raccourcissement de la durée de végétation. Celle-ci passerait de 123 à 90 jours, les tiges devenant corrélativement plus courtes et les grains plus petits. Lorsqu'on transporte ce Maïs dans des régions plus tempérées, les modifications acquises disparaîtraient rapidement.

Les expériences de NÆGELI qui transporta 2.500 variétés de *Hieracium* des montagnes, dans le jardin botanique de Munich

et les observa minutieusement pendant 13 années consécutives, lui ont permis d'affirmer que les caractères montagnards, acquis sous l'influence des hautes altitudes, n'étaient nullement héréditaires. Dès la première année de transplantation, les particularités caractéristiques de la vie dans la plaine se montrèrent dans toute leur amplitude, bien qu'il se fut agi de végétaux ayant derrière eux une série immense de générations alpestres.

L'expérience inverse a été réalisée par G. BONNIER ⁽¹⁾, à qui l'on doit tant de belles recherches relatives à l'action des facteurs externes sur les végétaux. Cet auteur transporta à l'Aiguille de la Tour, dans la chaîne du Mont-Blanc, à 2.400 mètres d'altitude et au col de la Palouine, dans les Pyrénées, à 2.300 mètres, des plantes vivaces recueillies aux environs de Paris, et dont une moitié avait été laissée dans la plaine. Très rapidement, ces plantes de plaine cultivées dans la haute montagne se transformèrent, en acquérant les caractères de forme et de structure que l'on observe sur les plantes naturellement alpines.

Deuxième groupe d'expériences : *Action sur le germe exercée nécessairement par l'intermédiaire du soma.*

1° *Variations liées à des changements de nourriture.* — De nombreuses expériences de cet ordre ont été réalisées par A. PICTET (49). En nourrissant, avec des feuilles de Noyer, des chenilles d'*Ocneria dispar* qui vivent habituellement sur le Bouleau et le Chêne, l'auteur constata d'abord qu'un grand nombre d'individus moururent. Les individus qui arrivèrent à l'état adulte étaient de petite taille (ce qui paraît lié à une nutrition insuffisante) et de plus présentaient une teinte plus pâle et des dessins plus marqués. Ces variations vont en s'accroissant si on continue la même nourriture anormale pendant les générations suivantes. Si, par contre, on nourrit les descendants avec la nourriture normale, ceux-ci conservent plus ou moins les variations acquises par leurs parents avec cependant une tendance à revenir à la forme normale. Il faut par ailleurs noter que si on continue à

⁽¹⁾ G. BONNIER. Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. *Rev. gén. Bot.*, t. II., 1890.

nourrir les générations successives avec le Noyer, la lignée peut s'habituer si bien à cette nourriture que l'on observe alors un retour à la forme primitive.

Cette expérience n'est guère démonstrative. Ne signifie-t-elle pas simplement que, sous l'influence d'une nourriture anormale, la plupart des larves meurent par inanition ou intoxication, que celles qui arrivent au terme de leur développement donnent des individus petits (nutrition insuffisante), avec quelques variations morphologiques traduisant un état d'affaiblissement ou d'intoxication (au sens large du mot) qui ne disparaît pas immédiatement quand on restitue la nourriture normale? Ce qui fortifie considérablement cette interprétation, c'est le fait que la variation déterminée par l'allotrophie n'est que transitoire et qu'elle disparaît lorsque l'accoutumance a été réalisée.

Au cours de ses intéressantes recherches relatives à l'action du régime alimentaire sur les Poules, F. HOUSSAY ⁽¹⁾ a constaté que, sous l'influence du régime carnivore, ces Oiseaux présentent une réduction progressive du tube digestif, notamment du jabot, de l'estomac, du gésier et des cécums. Cette modification va en augmentant au cours des générations successives. On la constate déjà, chez les jeunes animaux âgés de sept à dix-sept jours, des quatrième ou sixième générations, alors que le régime spécial n'a pas eu le temps d'agir personnellement sur eux, pendant leur courte vie. A moins que les variations étudiées ne soient le résultat d'une intoxication progressive de la lignée, il est difficile de ne pas conclure que ces modifications ont été transmises aux jeunes par hérédité.

On cite parfois, à l'appui de la théorie de l'hérédité des caractères acquis, une très intéressante expérience de MARCHAL (38) dont voici le point de départ. Les *Robinia pseudacacia* furent attaqués en 1881 par une Cochenille jusqu'alors inconnue que DOUGLAS, le grand spécialiste de l'époque, crut devoir considérer comme une espèce nouvelle, le *Lecanium robiniarum*. L'origine de ce nouveau parasite était totalement ignorée. Tenant compte des affinités qui existent entre cette Cochenille et celle du Pêcher, le *Lecanium corni*, P. MARCHAL fut conduit à se demander si celle-ci ne serait pas la souche de la forme observée sur l'*Acacia*.

(1) F. HOUSSAY. *Arch. Zool. Exp.* 4^e série, t. VI, 1907.

L'expérience qu'il entreprit n'avait pas d'autre but. Elle a été présentée depuis comme un exemple frappant d'hérédité des caractères acquis; nous allons voir s'il en est réellement ainsi.

En juillet 1907, des *Lecanium* du Pêcher furent placés sur un jeune Acacia, éloigné de tous arbres de la même espèce, et enfermés dans un sac. Ces *Lecanium* renfermaient des œufs et des larves commençant à éclore. Les jeunes larves se répandirent en nombre immense sur l'arbre et une grande quantité d'entre elles se fixèrent sur les feuilles de l'Acacia. Un petit nombre seulement de ces larves quittèrent les feuilles à l'automne et se fixèrent sur le bois pour y passer l'hiver, comme cela a lieu d'ordinaire. Au printemps suivant, une vingtaine d'insectes poursuivirent leur développement et grossirent normalement, en présentant les aspects successifs habituels. A partir de ce moment, un certain nombre moururent sous l'influence d'un Chalcidien parasite; une douzaine furent détruits par un Oiseau, quatre seulement purent être menés à bonne fin et atteignirent en juin tout leur développement, en présentant la grande taille, la coloration foncée et le facies définitif du *Lecanium robiniarum*.

MARCHAL se heurta à de grandes difficultés pour réaliser l'expérience inverse. Ayant placé des *Lecanium robiniarum* (nous ne savons pas si ce sont des Cochenilles de l'Acacia prises dans la nature, ou celles résultant de l'expérience précédente) sur le Pêcher, il se produisit encore une très grande mortalité dans les élevages. Un seul individu réussit à se développer complètement, mais au lieu de conserver le caractère supposé acquis du *L. robiniarum*, il prit les aspects successifs et caractéristiques du *L. corni*. Cet individu se dessécha d'ailleurs sans avoir pondu.

Tout ce qu'il y aurait d'héréditaire chez le *Lecanium robiniarum*, ce serait donc non pas les caractères morphologiques, mais une certaine incapacité à se développer sur la plante où se développaient vraisemblablement ses ancêtres. Encore faudrait-il s'assurer par de multiples expériences, portant sur de très nombreux individus, qu'il en est bien ainsi.

Il faut aussi remarquer que la transformation subie par suite de l'élevage sur le Pêcher n'est pas très profonde, ni très spécifique. « Tous les caractères fondamentaux de structure du *Lecanium* du Robinia et du *L. corni* sont en effet identiques et il n'existe entre les deux formes que des différences quantitatives

au point de vue de la taille, de la pigmentation et des rugosités. Enfin il existe tous les intermédiaires entre le *L. robiniarum* et le *L. corni*. C'est ainsi que le *L. corni* de la Vigne (*L. vini*, BOUCHÉ) et celui de même espèce qui se trouve sur la Glycine (*L. wistarice*, SIGN.) ressemblent souvent de la façon la plus étroite au *Lecanium* du *Robinia*.

D'ailleurs en se basant précisément sur la mortalité considérable, survenue au cours de l'expérience, on pourrait aussi bien présenter les faits observés comme le résultat d'une sélection entre individus de constitution différente. Parmi les divers individus d'une population de *L. corni*, certains auraient une constitution ne leur permettant pas de vivre sur le *Robinia* et mourraient. Ceux qui ont une constitution compatible avec ce changement de nourriture aboutiraient, soit uniquement en raison de leur constitution, soit simultanément par suite du changement de milieu, au type *L. robiniarum*. La difficulté pour ces derniers organismes à prospérer à nouveau sur le Pêcher pourrait tenir à ce que, par suite de cette sélection, la plupart des *L. robiniarum* actuels ont une constitution assez différente de celle de leurs ancêtres, pour n'être plus capables de vivre sur le Pêcher.

Cette expérience, très intéressante à d'autres points de vue, n'est donc nullement la démonstration de l'hérédité des modifications acquises que l'on a voulu y trouver.

2° *L'hérédité des mutilations*. — Tous les faits connus concourent à montrer que la variation morphologique individuelle consécutive à une mutilation (déformation, perforation, amputation) n'est pas héréditaire. C'est un fait d'observation courante qu'un amputé de la cuisse ou un manchot ont des enfants normalement constitués. Même des mutilations continuées régulièrement pendant de très nombreuses générations ne sont pas héréditaires. La circoncision chez les races sémitiques ou musulmanes, la déformation du pied des Chinoises, les incisives brisées, les oreilles, les lèvres ou les narines percées, toutes ces mutilations ou déformations ne sont pas héréditaires.

Les expériences faites aboutissent au même résultat.

KUEHN a cité le cas d'une race de Moutons dont les éleveurs coupaient la queue depuis près de 100 ans et chez lesquels on ne trouvait aucune tendance de cet organe à s'atrophier ou à dispa-

raître. WEISMANN a fait des expériences analogues sur la Souris et n'a trouvé aucune hérédité de la mutilation de l'appendice caudal, même après de nombreuses générations d'animaux amputés. On a bien rapporté quelques observations qui semblent plaider en faveur de l'hérédité de certaines mutilations, mais elles sont tellement rares et il y a tellement de faits contraires qu'elles paraissent avoir trait à de simples et curieuses coïncidences.

Par contre, des expériences dues à BROWN SEQUARD (1868 à 1882) et qui eurent un grand retentissement tendraient à démontrer que les mutilations nerveuses déterminent dans les organismes des modifications qui seraient héréditaires. Il importe de remarquer que dans ce cas l'hérédité ne porterait pas sur la lésion nerveuse expérimentale elle-même, mais sur les effets physiologiques qui en sont la conséquence. Voici les principales de ces expériences effectuées sur des Cobayes.

La section du sciatique ou l'hémisection de la moelle fait apparaître chez les animaux, au bout de quelques semaines, une épilepsie d'un type assez spécial, dont les crises sont déterminées par l'attouchement d'une zone tégumentaire située en arrière de l'œil du côté de la section. La plupart des descendants de ces animaux, bien que n'ayant subi aucun traumatisme, seraient devenus épileptiques comme leurs parents. Il faut noter que ce n'est pas une lésion quelconque du système nerveux qui est susceptible de provoquer l'épilepsie ; la section du sciatique ou son simple écrasement à travers la peau non lésée produisent presque toujours le phénomène, tandis que la section du brachial ne la détermine jamais. De même, l'hémisection de la moelle dorsale produit presque toujours l'épilepsie, l'hémisection de la moelle cervicale, celle de la moelle lombaire ou des cordons antérieurs, jamais. Cette spécialisation montre que l'épilepsie observée ne saurait être due, comme le pensait WEISMANN, à une infection de l'organisme par un germe indéterminé, à la suite des lésions nerveuses provoquées. Il ne semble pas non plus qu'il puisse s'agir, chez les descendants, d'un simple fait d'imitation. En tout cas, les expériences suivantes ne sont pas susceptibles d'une pareille interprétation.

Les lésions du corps restiforme déterminent chez les animaux des lésions oculaires et des ecchymoses suivies de gangrène sèche au niveau des oreilles. Les yeux présentent une opacité de la

cornée et subissent une atrophie progressive, sans inflammation. Chez les descendants on peut observer des altérations identiques ou analogues et non inflammatoires.

La section partielle du bulbe rachidien provoque une exophtalmie et celle-ci se retrouve chez la plupart des descendants.

La section du nerf grand sympathique cervical provoque une déformation particulière de l'oreille et une occlusion partielle des paupières, modifications que l'on voit réapparaître chez les descendants.

Bien plus, quelques animaux nés de Cobayes qui avaient rongé partiellement leurs pattes, à la suite de l'insensibilité causée par la section de leur nerf sciatique, présentaient une absence congénitale de phalanges ou d'orteils entiers. Enfin, dans quelques cas, des Cobayes, malgré que leur nerf sciatique fut intact, paraissaient avoir hérité de l'atrophie musculaire survenue chez leurs parents, à la suite de la section du nerf sciatique.

Un certain nombre de ces faits ont été confirmés par d'autres expérimentateurs et en particulier par DUPUY (17). Ce sont des données positives, non contestables.

En ce qui concerne leur interprétation, un des plus remarquables biologistes français modernes, GUÉNOT, pense que ces phénomènes peuvent s'expliquer par la transmission au descendant de quelque substance toxique, élaborée chez le parent, chez la mère notamment. C'est en effet surtout, sinon exclusivement par la femelle que les accidents sont transmis, ce qui fait penser à un mécanisme d'échange à travers le placenta, semblable à celui qui transmet au fœtus l'immunité acquise par la mère au cours d'une maladie survenue pendant la gestation. Que l'épilepsie puisse être due à une semblable transmission d'une substance épileptisante, analogue à celle qu'on a trouvée dans l'urine des épileptiques, cela est vraisemblable, mais il est plus difficile d'expliquer que cette épilepsie réapparaisse avec des caractères identiques à ceux des parents. D'autre part, on ne saurait admettre que difficilement l'existence de substances circulant dans les humeurs de l'organisme et susceptibles de conditionner des lésions locales telles que l'atrophie de l'œil ou l'exophtalmie, des ecchymoses ou des déformations auriculaires, l'opacité de la cornée, la chute de la paupière et dans certains cas l'atrophie muscu-

laire de la cuisse ou l'absence congénitale de certaines parties des pattes ?

Sans mettre en doute la réalité de ces derniers faits expérimentaux, on peut cependant se demander si les phénomènes présentés par les descendants sont bien identiques à ceux des parents. Dans certains cas, ceux qui nous sont signalés ne sont qu'analogues, et peut-être, en examinant les faits avec soin et avec une tournure d'esprit plus critique, trouverait-on que les lésions des descendants portent bien, il est vrai, sur les mêmes organes que l'ascendant, mais avec des modalités plus ou moins différentes ; peut-être aussi d'autres variations se révéleraient-elles à un examen plus minutieux. Les cas les plus surprenants (atrophie de la cuisse, phalanges ou orteils absents) sont d'ailleurs limités à des cas assez exceptionnels pour qu'il puisse ne s'agir que de simples coïncidences.

Dans le chapitre suivant, j'examinerai plus à fond l'interprétation que comportent ces expériences.

Démonstration indirecte de l'hérédité des caractères acquis

Toutes les expériences que je viens de citer tendaient à obtenir une démonstration directe de l'hérédité des caractères acquis, en montrant que des particularités provoquées par une certaine action du milieu sont transmissibles aux descendants.

Cette démonstration, certains auteurs ont cherché à l'obtenir indirectement. La méthode consiste à prendre dans la nature des organismes présentant quelque particularité que l'on suppose acquise par les ancêtres sous l'influence de certaines conditions du milieu et à rechercher si ces particularités persistent lorsqu'on supprime ou modifie ces conditions.

C'est ainsi que SEMON (1905) a expérimenté sur *Acacia lophanta*, plante ouvrant ses folioles pendant le jour et les fermant la nuit. La cause de cette particularité réside vraisemblablement dans les alternatives quotidiennes d'éclairage et d'obscurité, mais on peut se demander si le phénomène est dû uniquement à l'action actuelle du rythme nyctéméral ou s'il n'est pas devenu à la longue héréditaire.

Pour s'en assurer, SEMON prit des plantules d'*Acacia lophanta* n'ayant jamais vu le jour et les soumit à des périodes d'éclairage électrique et d'obscurité alternant toutes les 6 heures ou toutes les 24 heures. Après 1 ou 2 semaines de ce traitement, il remplaça le cycle par l'éclairage ou l'obscurité continue : l'étalement et le repliement des folioles n'en continua pas moins à se faire suivant le rythme de 12 heures. Cette périodicité serait donc un caractère acquis autrefois par la plante sous l'influence des périodes de jour et de nuit, et devenue héréditaire.

Il est évident que cette interprétation suppose le problème résolu, car rien ne nous permet, malgré que ce soit vraisemblable, d'affirmer que le rythme héréditaire est bien dû à l'alternance périodique du jour et de la nuit. Cette adaptation pourrait aussi bien être expliquée, comme nous le verrons, par la sélection de variations apparues pour de toutes autres causes.

Des expériences plus anciennes de PFEIFFER, sur *Mimosa pudica* et *Acacia lophanta*, semblent montrer, contrairement aux précédentes, que le rythme d'ouverture et de fermeture des folioles n'aurait rien d'héréditaire. Si on inverse le rythme nycthémeral, en éclairant les plantes pendant la nuit et en les soumettant à l'obscurité pendant le jour, l'ouverture et la fermeture des feuilles se font suivant le nouveau rythme introduit.

Les résultats de ces recherches sont évidemment contradictoires et ne comportent pas de conclusions certaines.

Des expériences de même ordre ont été effectuées par CUNNINGHAM (1891-92-95) sur des Poissons pleuronectes. Chez ces animaux la face ventrale, couchée contre le sol, est dépourvue de pigment. On peut penser que c'est l'obscurité à laquelle cette face a été soumise pendant des générations qui a déterminé à la longue cet état. En tout cas, actuellement, cette dépigmentation est héréditaire. Elle commence en effet chez la larve, alors que celle-ci n'est pas aplatie et se trouve exposée, par ses deux faces latérales, à la lumière. Cette variation acquise et héréditaire ne peut être que très difficilement modifiée, car si on éclaire la face inférieure du Poisson avec un miroir, celle-ci ne présente qu'une pigmentation très légère, survenant très tardivement et d'une façon inconstante.

Ici encore, on suppose démontrée la relation de causalité entre l'absence de lumière et la dépigmentation. C'est, en effet, une

interprétation vraisemblable au premier abord, mais nous verrons que des cas très analogues paraissent, après une étude approfondie, être susceptibles d'une interprétation toute différente.

Il existe encore bien des expériences ou des observations que l'on pourrait citer, pour ou contre l'hérédité des caractères acquis; mais elles ne nous apprendraient rien de plus et ne sont pas plus démonstratives que celles que je viens de rapporter. Le moment me paraît venu d'examiner de près ces données positives et de voir si vraiment elles permettent d'affirmer l'existence d'une hérédité des caractères acquis.

III

ÉTUDE CRITIQUE DE L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

La solution que comportera, après examen des faits, le problème de l'hérédité des caractères acquis dépend essentiellement du sens exact que l'on attache au mot caractère acquis. Aussi devons-nous à nouveau en préciser la définition.

D'une façon générale, on appelle *caractère acquis* une particularité bien définie, morphologique ou physiologique, apparue chez des organismes sous l'influence de certaines conditions extérieures. L'hérédité de ce caractère consisterait dans la répétition exacte, chez les descendants, de la particularité acquise par les parents. C'est bien dans ce sens que l'entendent les lamarckiens, car sans cette reproduction d'une modification sinon identique, du moins très semblable à celle des parents, leur conception n'aurait plus aucune valeur pour expliquer l'adaptation des êtres vivants aux conditions du milieu.

Toutefois, la variation définie ne leur apparaît pas pour autant comme une variation strictement locale, mais comme liée à une modification générale qui retentit nécessairement, en raison de l'unité constitutionnelle de l'organisme, sur le germen, et y détermine un changement spécifique de nature à faire réapparaître chez les descendants la même modification.

Pour les weismanniens, chaque caractère acquis est au contraire une modification strictement locale. Cette modification consiste dans la variation, sous l'influence du facteur externe incriminé, d'une certaine particule matérielle vivante, le déterminant, qui conditionne précisément l'existence de la partie ayant subi la variation. Au premier abord, il n'y a dans ces conditions aucune possibilité d'hérédité de la variation acquise, puisque celle-ci, restant exclusivement locale, ne saurait en rien atteindre le germe.

PLATE ⁽¹⁾ a cru cependant pouvoir concilier le weismannisme et la théorie des caractères acquis. Si l'on admet que des déterminants identiques à ceux qui ont été modifiés existent non seulement dans le germe, mais dans toutes les cellules du corps, tout au moins à l'état latent, on peut, en effet, à force d'hypothèses, arriver à une explication inattendue de l'hérédité des caractères acquis. PLATE imagine que toutes les cellules du corps communiquent entre elles par des ponts protoplasmiques semblables à ceux qui existent dans certains tissus et que, grâce à ces communications, l'excitation spécifique des déterminants modifiés en un point donné se transmet de proche en proche jusqu'aux déterminants contenus dans les cellules germinales et les y modifie à leur tour dans le même sens.

Il est bien évident qu'une semblable explication repose sur un tel échafaudage d'hypothèses gratuites qu'elle ne saurait être prise sérieusement en considération. Ni les particules ou déterminants, ni leur répartition universelle dans toutes les cellules, ni l'existence pour ces particules d'un état spécifique d'excitation transmissible, ni l'universalité des ponts protoplasmiques intercellulaires ne sont autres choses que de pures vues de l'esprit.

Le problème de l'hérédité des caractères acquis se ramène donc à ceci : est-il prouvé qu'une variation, morphologique par exemple, définie et par suite localisée, soit déterminée, accompagnée ou suivie par une modification générale capable d'engendrer dans le germe une variation spécifique telle que les descendants présenteront, par hérédité, la variation localisée des parents ?

(¹) L. PLATE, *Selectionsprinzip und probleme der Artbildung*, 1908.

Soma et germen : leurs corrélations.

Il ne suffit pas, en effet, de poser comme axiome l'existence d'une unité fondamentale de l'organisme pour que le problème de l'hérédité des caractères acquis se trouve instantanément résolu. Sans doute, nous savons que les différentes parties d'un organisme sont étroitement unies entre elles par des corrélations nerveuses et humorales; mais ces corrélations qui assurent la synergie fonctionnelle de ces parties ne tendent nullement à uniformiser la constitution physico-chimique de leurs éléments et par suite leur différenciation, ni leur structure, ni leur forme, ni leur fonction propre. S'il n'existe pas entre la plupart des cellules du corps et les cellules germinales cette différence d'*essence* à laquelle WEISMANN lui-même a dû renoncer, il n'en reste pas moins que le germen est une partie de l'organisme ayant par rapport au reste du corps au moins la même individualité que le foie, le cœur ou les capsules surrénales. C'est en ce sens que la distinction entre soma et germen présente une grande importance pour la compréhension du mécanisme de l'hérédité des caractères acquis.

En l'état actuel de nos connaissances, le problème de l'hérédité des caractères acquis ne me paraît donc pas pouvoir se ramener à un problème de morphologie basé sur l'existence d'unités morphogènes indépendantes, constituant à travers l'organisme un réseau hypothétique dont l'existence n'est démontrée, ni légitimée par rien, mais se présente comme un problème de physiologie, dont les éléments ne sont autres que les corrélations existant entre le soma et le germen.

Ces relations entre le soma et le germen sont réalisées par le système nerveux et par l'ensemble des humeurs (sang, lymphe) constituant le *milieu intérieur*.

Le système nerveux conditionne, pour sa part, dans les glandes génitales, non seulement l'intensité de la circulation du milieu intérieur, mais, si nous raisonnons par analogie, le fonctionnement de ces glandes, c'est-à-dire leur multiplication et leur nutrition générale (fonction trophique). Une variation entraînant un ébranlement suffisant du système nerveux sera donc vraisemblablement susceptible, dans certaines conditions, d'accélérer ou

d'inhiber la multiplication des cellules germinales ou d'y déterminer des troubles trophiques, mais rien ne nous permet de penser que cette action puisse s'exercer électivement sur telle ou telle partie constitutive du germen ni surtout sur celles correspondant aux parties constituantes modifiées dans les cellules somatiques. D'ailleurs la corrélation nerveuse ne saurait être envisagée comme base d'une explication générale, puisqu'elle manque chez les Éponges et chez les Végétaux.

Les corrélations humorales sont certainement les plus importantes. A chaque instant des variations tendent à être produites dans la composition du milieu intérieur, soit par suite d'une arrivée insuffisante d'aliments (oxygène, sels, etc.), soit en raison d'une consommation locale plus élevée de certaines substances (sucre accaparé par un groupe musculaire en fonctionnement), soit enfin par suite de l'accumulation de certaines substances de déchet. Il faut cependant se souvenir que de telles variations sont extrêmement fugitives et qu'il existe des mécanismes régulateurs ayant pour effet d'assurer à ce milieu intérieur une constance de composition des plus remarquables.

On tend actuellement à grouper sous le nom d'*hormones* certaines substances, secrétées par les glandes dites à sécrétion interne (thyroïde, thymus, surrénales, glande interstitielle du testicule, corps jaune ovarien, corps pituitaire) et qui jouent, dans la corrélation générale, un rôle de la plus haute importance. Ces substances ne sont qu'un cas particulier de la sécrétion générale, effectuée par les éléments cellulaires, de certains produits de leur fonctionnement dans le milieu intérieur. En ce sens, le gaz carbonique résultant, par exemple, du fonctionnement musculaire est une hormone susceptible, entre autres actions, d'exciter le centre respiratoire bulbaire.

Il est bien certain que la suppression, l'augmentation ou la modification de semblables hormones pourront entraîner des variations même étendues dans la substance des cellules germinales. Mais que ces variations soient du type nécessaire pour conditionner chez les descendants l'apparition de modifications localisées identiques à celles des parents, c'est ce que rien ne permet *a priori* de supposer.

Les recherches de chimie physiologique moderne tendent cependant à faire penser que chaque catégorie de cellules est

caractérisée par au moins une substance albuminoïde spéciale et que le passage de celle-ci dans le sang provoque l'apparition dans le milieu intérieur d'une diastase spécifique correspondante. ABDERHALDEN a basé sur ces faits un procédé de diagnostic de la gravidité, du cancer, etc., dont la valeur est encore sujette à discussion. Il n'en est pas moins certain que chaque espèce d'être vivant, même que chaque tissu possède une composition albuminoïde spécifique. Toutes les réactions de précipitation, d'agglutination, la réaction si importante de BORDET et GENGOU sont autant de preuves de cette spécificité des constituants des organismes et de la spécificité également des modifications physico-chimiques que leur présence introduit dans le milieu intérieur des organismes supérieurs. Ce sont là des faits de nature à faire comprendre l'existence possible de modifications germinales spécifiques sous l'influence de modifications somatiques acquises.

Il faut enfin, pour interpréter les faits à leur juste valeur, se rappeler que ces corrélations, dont nous connaissons assez bien la nature en ce qui concerne les Vertébrés, peuvent être très différentes chez d'autres organismes. La castration, la greffe de glandes génitales d'un sexe à la place de celles du sexe opposé ne déterminent, chez les Lépidoptères, aucune modification des caractères sexuels secondaires, tandis que l'on observe des résultats nettement différents chez beaucoup d'animaux. Il est donc indispensable, dans chaque cas, de tenir grand compte de la nature des corrélations existant chez l'être vivant soumis à l'expérience.

Tout ce que je viens de dire ne se rapporte qu'aux cas où l'action d'un facteur externe sur le germe s'exerce nécessairement par l'intermédiaire du soma. Il en va tout autrement dans les cas où le facteur externe est susceptible d'agir simultanément et directement sur le germe. Une élévation de température, des radiations telles que les rayons X peuvent agir aussi bien sur le germe que sur n'importe quelle partie du corps en y déterminant des modifications internes plus ou moins semblables.

Les expériences récentes d'hybridation ont montré, comme nous le verrons plus loin, que certains caractères morphologiques ou certains groupes de caractères corrélatifs peuvent être hérités indépendamment les uns des autres, ce qui ne se comprend qu'en admettant l'existence dans le germe d'autant de

constituants correspondants, quelle que soit l'hypothèse que l'on fasse sur la nature de ces constituants. Cette notion, qui doit être substituée à celle de l'unité de composition physico-chimique des diverses parties de la substance vivante initiale, permet de comprendre qu'une condition extérieure, si elle a la propriété d'exercer une action spécifique sur certains constituants plutôt que sur d'autres, puisse en les modifiant simultanément, dans le germe et dans le soma, aboutir à une reproduction exacte et *définitive* chez les descendants de la modification des parents.

Cependant, ce cas n'est peut-être pas le cas général. Les constituants considérés de l'œuf et des cellules du corps, en supposant qu'ils soient identiques, ne se trouvent pas dans les mêmes conditions. Ils peuvent suivant l'état de la cellule être plus ou moins influençables. Nous verrons, en effet, que les cellules germinales présentent une période sensible où elles sont plus modifiables par les actions extérieures. Aussi, dans de nombreux cas, le germe pourra-t-il ne pas être influencé ou l'être de façon à conditionner chez les descendants des modifications nettement différentes de celles présentées par le soma des parents.

Ces considérations vont me permettre maintenant d'examiner de plus près les faits cités en faveur de l'hérédité des caractères acquis et de tenter d'en donner une interprétation générale.

1° *Hérédité des effets de l'usage et du non-usage.* — Il n'y a eu que fort peu d'expériences faites pour démontrer l'existence d'une semblable hérédité; les résultats en ont toujours été d'ailleurs négatifs. Les variations locales (hypertrophie ou atrophie) consécutives à l'usage ou au non-usage d'un organe sont incontestablement déterminées chez les individus par l'augmentation ou la diminution du fonctionnement de cet organe, conditionnées elles-mêmes par les actions extérieures. La variation générale corrélative doit être d'ordre très différent suivant l'organe dont il s'agit. Il est bien certain, par exemple, que l'hypertrophie fonctionnelle d'un muscle ne s'accompagne d'aucune modification générale importante. Il y a localement plus de glucose brûlé, plus de gaz carbonique engendré et, pendant les phases de repos, plus de produits excrémentitiels déversés dans le sang; mais ces modifications banales sont rapidement neutralisées dans le torrent circulatoire et il n'en peut résulter aucun retentissement sur

le germe. Si le sujet n'est l'objet d'aucune intoxication, l'intensité de l'exercice physique pourra, s'il est effectué avec une régularité suffisante, augmenter l'appétit, faciliter l'assimilation et la désassimilation, bref il pourra en résulter un meilleur état général et consécutivement des éléments génitaux plus vigoureux. Si cette influence n'est pas contrecarrée par un état inverse du conjoint, il en pourra résulter des descendants plus forts, plus résistants, mais qui n'auront aucune raison de présenter l'hypertrophie du groupe musculaire spécial produite chez le parent. En fait, je ne connais pas de cas où une semblable hérédité ait été constatée.

Les effets pourront être plus marqués si l'hypertrophie ou l'atrophie fonctionnelles portent sur des organes tels que certaines glandes à sécrétion interne (corps thyroïde, capsule surrénale, corps pituitaire, etc.) qui déversent dans le milieu intérieur des produits très spéciaux, susceptibles de modifier profondément le fonctionnement de tout le reste de l'organisme et agissant nécessairement sur les cellules génitales. Mais ici encore, il ne saurait s'agir d'une modification germinale spécifique, telle que le descendant présentât une hypertrophie ou une atrophie du même organe que l'ascendant. Sans doute, on connaît des cas d'hérédité de l'hypertrophie ou de l'atrophie de certaines de ces glandes, mais c'est que ces modifications sont alors liées elles-mêmes à des causes héréditaires qui n'ont rien à voir avec l'action de l'usage ou du non-usage.

Pour compléter ces considérations, examinons en détail deux cas d'atrophie d'organes, donnés comme des exemples classiques des effets du non-usage et pour lesquels l'explication lamarcienne paraît, au premier abord, la seule vraisemblable. J'emprunterai largement pour cet exposé au livre si remarquable de CUÉNOT « *La Genèse des espèces animales* », où cet auteur a présenté, sous un aspect nouveau et très solidement étayé, l'origine des adaptations.

Les animaux obscuricoles aveugles. — Il est tout à fait remarquable de constater que des animaux vivant dans l'obscurité, sous terre ou dans des cavernes, et appartenant aux groupes zoologiques les plus divers, sont aveugles ou ont des yeux en voie de dégradation. Si l'on ajoute que la plupart d'entre eux sont décolorés ou faiblement colorés, on conviendra qu'il paraît

très logique d'attribuer ces deux variations à l'absence de lumière dans le milieu où ont vécu les générations successives. Parmi les animaux obscuricoles aveugles ou presque, on peut citer des Mammifères (Taupe d'Europe, *Spalax*, *Utenomys* de l'Amérique du Sud), des Reptiles (Sauriens amphishéniens, Serpents du groupe des *Typhlops*), des Batraciens (Cecilies, Protée des grottes de Carniole, *Typhlomolge Rathbuni* du Texas, Salamandres, telles que *Typhlotriton spelæus* du Missouri), des Poissons (*Typhlichthys*, *Troglichthys*, *Amblyopsis*, *Pimelodus* du Brésil, etc.). Beaucoup d'Arthropodes présentent aussi la perte partielle ou totale des yeux. Tels sont certains Chilopodes (*Cryptops*, Géophile) ou Diplopodes (*Blaniulus guttulatus*), certaines larves d'insectes, de nombreux Carabiques, Silphides et Staphylinides, des Thysanoures et des Collembolés, quelques Araignées, etc. Le cas est très fréquent chez les Crustacés (plusieurs *Cambarus*, des Crevettes, des Gammarides, des Sphéromiens, des Cirolanides, certains *Cyclops*, etc...). On peut aussi citer des Mollusques aveugles (*Zoospeum*, *Patula*, *Speleocoencha*) et des Vers (Planaires).

Si le fait de la régression des yeux apparaît ainsi comme très général chez les animaux hypogées ou cavernicoles, il faut constater, par contre, que non moins généralement on trouve, parmi les obscuricoles, des animaux pourvus d'yeux normaux et appartenant à tous les groupes. On en trouvera de très nombreux cas cités dans l'ouvrage de CUÉNOT.

En outre, on rencontre des espèces où l'état de l'œil varie suivant le sexe ou suivant les individus. Les mâles de certains Coléoptères, les *Machorrites subterraneus* et *Marice* ont de gros yeux, tandis que ceux des femelles sont très réduits ou nuls. Dans une grotte d'Algérie, RACOVITZA a trouvé des *Trichoniscus Gachassini*, dont 36 avaient des yeux dégénérés avec reste de pigment et de cornéules, 21 ne montraient plus trace d'appareil visuel et 2 femelles avaient des yeux bien conformés et pigmentés.

Un autre ordre de faits provient de l'existence de nombreuses espèces aveugles ou à yeux atrophiés, vivant à la surface du sol. Tel est le cas d'un Poisson des côtes de la Californie méridionale, le *Typhlogobius californiensis*. « Il y a des Coléoptères aveugles sous les écorces (*Ptilidum*), sous les feuilles mortes et

les pierres au bord des eaux (*Bathyscia*, *Trechus*), dans les fourmilières (*Claviger*), des Collemboles aveugles (*Tetrodontophora bielensis* sous les feuilles mortes), un Scorpion aveugle (*Belisarius Nambui*) vivant sous les pierres dans un point des Pyrénées-Orientales, une Crevette aveugle (*Typhlocaris galilea*) dans un petit marais du lac de Genezareth (COLMAN la regarde, mais sans preuves, comme provenant d'eaux souterraines), un Isopode aveugle et tout blanc dans les fourmilières (*Platyarthrus Hoffmanseggii*), des Copépodes harpactides aveugles dans les Mousses, à la surface de la mer, dans l'eau saumâtre et l'eau douce (*Bradya*, *Vignierella*), des Turbellariés oculés, mais tout blancs comme ceux des cavernes (*Dendrocaelum lacteum* des ruisseaux) et d'autres aveugles (*Microstoma gigantea* des fossés de Lille, etc.). Ces animaux qui, en somme, n'ont jamais mené la vie souterraine et qui vivent en compagnie immédiate d'êtres oculés, ont cependant des caractères de troglobies ⁽¹⁾ ».

La plupart de ces animaux dépigmentés ou aveugles vivent de préférence dans des endroits sombres et humides, sous les écorces, les feuilles vertes, sous les pierres. Ce sont des animaux lucifuges ; leur phototropisme négatif les conduit à rester dans les endroits sombres et à se retirer des régions trop lumineuses. Si par hasard, dans leur sphère d'activité, se trouve une grotte, une galerie, ils y trouveront les conditions d'obscurité et d'humidité qui leur conviennent, ils y resteront et s'y multiplieront.

Eh bien, le peuplement des cavernes par des animaux aveugles ou dépigmentés ne serait-il pas dû à la généralisation de ce phénomène ? Cette place où la plupart des espèces animales évoluent difficilement en raison de l'obscurité n'est-elle pas la région qui convient le mieux à des animaux aveugles, souvent lucifuges et hygrophiles ? Autrement dit, n'est-ce pas parce qu'il y fait obscur que les espèces aveugles sont restées dans les cavernes ? Au lieu d'une adaptation active aux conditions d'existence, ne sommes-nous pas en présence d'une adaptation après coup, dans laquelle ne sont intervenus que le hasard et la sélection ? C'est la thèse que CUÉNOT a développée avec beaucoup d'autorité. « Comme le pensent la plupart des auteurs qui ont étudié récemment la faune souterraine, HAMANN, BANTA, EIGEN-

(1) L. CUÉNOT. *La genèse des espèces animales*, p. 363.

MANN, RACOVITZA, c'est parce que les animaux étaient préalablement plus ou moins aveugles et plus ou moins compensés pour l'impossibilité de voir qu'ils ont pénétré dans le domaine de l'obscurité, et ce n'est pas parce qu'ils ont adopté ce mode de vie que leurs yeux jadis normaux ont regressé » ⁽¹⁾. Il est, par exemple, certain que les sept Amblyopsides que l'on trouve dans les eaux souterraines des Etats-Unis descendent de leur unique parent épigé, le *Ghologaster cornutus*, dont les yeux sont petits et présentent manifestement une dégénérescence rétinienne.

On sait que, dans de nombreux cas, les espèces évoluent dans un sens donné; certaines deviennent de plus en plus mélaniques ou de plus en plus albinos. Cette orthogénèse, dont il faut chercher la cause non dans quelque force directrice de l'évolution, mais dans une variation progressive de la constitution physico-chimique, due elle-même à des conditions physico-chimiques encore inconnues, permettrait de comprendre comment des formes à yeux atrophiés aboutissent à des formes à yeux de plus en plus atrophiés et finalement à la cécité, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir la notion du non-usage.

Ainsi peut-on donner une interprétation et bien cohérente du mode de peuplement des cavernes sans faire appel à cette notion de variation acquise, héréditaire, dont la transmission, dans l'état de nos connaissances, nous apparaît comme tout à fait problématique. Nous ne comprenons pas du tout comment le fait que l'œil ne fonctionne pas, même pendant de très nombreuses générations, pourrait déterminer dans le germen une variation spécifique telle que progressivement cet œil aille en s'atrophiant dans la lignée. Il faudrait admettre entre le germen et l'œil des connexions dont nous n'avons aucune idée et dont nous ne pourrions admettre l'existence que si nous y étions conduits par des faits indéniables. Or, tous les faits connus d'animaux maintenus expérimentalement pendant des générations à l'obscurité n'ont montré aucune régression oculaire. C'est par exemple ce qu'a constaté PAYNE (45) après avoir soumis à l'obscurité 69 générations consécutives de *Drosophiles*. Comment, d'autre part, expliquer que les effets du non-usage entraîneraient la perte de l'œil chez certains et ne détermineraient aucune modification de cet organe chez d'autres ?

(1) L. GUYÉNOT. *Loc. cit.*, p. 449.

Régression des ailes chez les insectes. — De très nombreux Insectes des îles ou du littoral sont aptères ou ont des ailes atrophiées. On peut penser que ces Insectes ont perdu l'habitude de voler, en raison des vents violents qui règnent dans ces régions et qui empêchent leur vol. DARWIN a donné de ces faits une explication voisine basée sur la sélection. Les Insectes qui volent sont entraînés en mer par le vent et disparaissent. Seuls ceux qui, par hasard ou par défaut d'usage, ont des ailes atrophiées, peuvent se reproduire dans ces régions.

Nous pouvons interpréter ces faits à la lumière de deux expériences modernes.

D'une part, j'ai maintenu des *Drosophila ampelophila* en élevage, dans des tubes où elles pouvaient marcher, sauter, mais pour ainsi dire pas voler, pendant plus de 200 générations. Je n'ai observé aucune réduction des ailes.

D'autre part, expérimentant sur la même Mouche, MORGAN (41-42) a vu apparaître dans ses élevages, par mutation, des Mouches à ailes tronquées, à ailes miniatures, à ailes vestigiales, réduites alors à de simples moignons, variations qui ont été immédiatement héréditaires et dans la production desquelles le non-usage n'était pour rien.

Que l'on suppose ces dernières Mouches placées, par hasard, dans des conditions où l'absence d'ailes constitue un avantage ; elles s'y multiplieront et, si nous ne connaissons pas leur histoire, nous serions portés, en les découvrant, à y voir un cas d'hérédité des effets du non-usage. Ici encore, pourtant, la variation n'aurait été une adaptation qu'après coup et par hasard.

Nous devons, en biologie, nous défier des propositions générales. Ce qui est irréalisable dans un groupe d'êtres vivants est peut-être possible chez d'autres. Néanmoins nous pouvons, il me semble, poser les conclusions suivantes :

Suivant la nature des organes et leur rôle dans la coordination générale, les hypertrophies ou atrophies fonctionnelles peuvent modifier plus ou moins le germe et la descendance, mais sans que cette modification ait nécessairement un rapport quelconque avec la variation locale des ascendants.

Aucune expérience n'a encore montré le bien fondé de la conception de l'hérédité des effets de l'usage et du non-usage.

Les faits d'observations, qui paraissent le plus en faveur de la conception lamarekienne, sont susceptibles d'une explication toute différente et aussi vraisemblable, la sélection parmi des variations antécédentes (mutations) réalisant ce que nous considérons après coup comme des adaptations.

2° *Hérédité des mutilations.* — Les effets déterminés par les mutilations sont, comme ceux consécutifs au non-usage, de nature très différente suivant l'organe qui en est le siège. Nous ne saurions nous étonner que l'amputation d'un bras, d'une jambe, celle de la queue d'un Mouton ou d'une Souris, ne soient pas héréditaires. La variation générale physico-chimique qui peut en résulter est minime et ne saurait retentir sur le germe. Il n'en irait pas de même si la mutilation portait sur un organe très important pour le maintien de l'équilibre du milieu intérieur, tel que c'est le cas pour les glandes à sécrétion interne que j'ai déjà prises pour exemple. Encore ces effets ne seraient-ils pas spécifiques, c'est-à-dire tels qu'il en résultât l'absence congénitale ou l'atrophie de la glande supprimée. Il faudrait, en outre, distinguer le cas des animaux vivipares où les milieux intérieurs de la mère et de l'enfant sont en perpétuel échange, pendant la gestation, du cas des animaux ovipares.

Nous devons nous arrêter un peu longuement sur les expériences de BROWN-SEQUARD dont certains résultats sont vraiment déconcertants. Ces résultats sont si peu explicables qu'il serait indispensable de recommencer ces expériences sur une vaste échelle en tenant compte non seulement des cas positifs, mais surtout de tous les cas négatifs ou dissidents.

Distinguons, dans ces expériences, deux catégories. Dans l'une, une lésion nerveuse périphérique ou centrale bien localisée produit une forme spéciale d'épilepsie. Cette épilepsie serait transmise aux descendants dans un certain nombre de cas et, d'après BROWN-SEQUARD, surtout par les femelles. Cependant WROZEK et MACIESZA (69), sur 82 petits nés de pères épileptiques, n'ont noté aucun cas d'épilepsie héréditaire complète. Quelques animaux présentaient bien des attaques d'épilepsie incomplète, mais ce fait perd toute valeur quand on sait que de semblables crises ont été observées par les mêmes auteurs chez huit petits sur dix-sept, issus de Cobayes non opérés et sains ! Deux explications

sont possibles. Ou bien se basant sur le fait que ce sont, semble-t-il, exclusivement les femelles qui transmettent l'affection, on peut admettre un passage à travers le placenta de substances épileptisantes, la variation du milieu intérieur de la mère passant dans le milieu intérieur de l'enfant. Ou bien on peut penser que l'opération, et les dégénérescences nerveuses (autoïyse?) qui en résultent déterminent une variation du milieu intérieur, susceptible d'influencer les éléments génitaux et surtout les ovules d'une façon telle que le système nerveux du descendant, bien que normal anatomiquement, soit physiologiquement modifié au point de présenter plus ou moins fidèlement les troubles fonctionnels des ascendants. Cette transmission de l'épilepsie n'est d'ailleurs ni la règle, ni la seule manifestation observée chez le descendant. Sur 32 Cobayes nés de parents devenus épileptiques à la suite de la section du sciatique, OBERSTEINER (1875) n'a compté que deux épileptiques qui sont morts rapidement; onze petits étaient simplement malingres; trois légèrement paralysés des membres postérieurs, et trois atteints d'une maladie des yeux. SOMMER (52), de son côté, sur 23 petits, ne compta aucun épileptique, mais l'un d'eux était atteint d'un trouble de la cornée. Ces faits achèvent de nous montrer ces expériences sous leur jour le plus vraisemblable: des troubles nerveux considérables, et les modifications générales qui en résultent agissant par une sorte d'intoxication sur les cellules génitales — surtout sur les ovules, peut-être en raison de certaines de leurs substances capables de fixer plus électivement les produits en circulation dans le milieu intérieur — et déterminant chez les descendants un état pathologique pouvant parfois se traduire par une épilepsie analogue à celle des parents, mais aussi souvent par tout autre chose.

Les autres faits plus extraordinaires que j'ai cités paraissent susceptibles d'une explication analogue. Peut-être BROWN-SEQUARD a-t-il attaché surtout de l'importance aux cas qui rappelaient la lésion des parents au détriment des autres manifestations pathologiques. HILL (28), pense que les accidents oculaires pourraient souvent être attribués à une conjonctivite précoce fréquente chez les Cobayes mal tenus. J'ai moi-même observé plusieurs fois des atrophies congénitales de l'œil chez des Cobayes dont les parents n'avaient subi aucun traumatisme

nerveux. D'après ROMANES, l'absence des doigts postérieurs ne s'observe que dans un ou deux pour cent des cas, ce qui donne à ce fait la signification d'une simple coïncidence. Enfin, il est intéressant de noter que des lésions oculaires ont été observées chez les descendants de Cobayes rendus épileptiques par arrachement du sciatique. On n'aurait sans doute pas manqué d'y voir un fait d'hérédité si la lésion du parent avait été une lésion oculaire consécutive à la section du corps restiforme.

La conclusion de tout ceci semble être que les mutilations ne sont pas héréditaires au sens hérédité des lésions acquises. Ce qui agit sur le germen, c'est la modification générale résultant du traumatisme, lorsque celui-ci a porté sur des organes tels que l'équilibre du milieu intérieur en ait été profondément troublé. Mais cette action n'est pas spécifique, elle produit chez les descendants diverses modifications qui ne sont pas nécessairement celles présentées par le parent.

3^o Hérédité des variations liées aux infections ou intoxications.— Le moment me paraît venu d'envisager les effets héréditaires de certaines infections ou intoxications, effets dont je n'ai pas encore parlé, parce qu'ils ne sauraient être cités comme preuve à l'appui de l'hérédité des caractères acquis, au sens habituellement donné à ce mot.

La syphilis peut être transmise au descendant, mais ce cas est dû au passage, à travers le placenta, de l'agent pathogène, du *Treponema pallidum*. Les enfants de syphilitiques, sans être syphilitiques, peuvent cependant présenter toute une série de modifications (érosions des dents, dents d'Hutchinson, voûte ogivale du palais, bec de lièvre, tibia en lame de sabre, hydrocéphalie, strabisme, nanisme, atrophie de certains doigts, polydactylie, syndactylie, nyctthéméralopie, etc...), toutes manifestations dont l'ensemble constitue ce que l'on appelle l'hérédo-syphilis.

Les descendants de tuberculeux, sans être eux-mêmes tuberculeux, peuvent aussi présenter certaines malformations des dents, des os (front bombé, crâne caréné, bec de lièvre, rétrécissement du thorax), des malformations cardio-vasculaires (rétrécissement mitral et nanisme consécutif, cyanose congénitale), de la surdi-mutité, de la chlorose, des ongles recourbés, la teinte rouge-vénitien des cheveux, etc....

L'alcoolisme se traduit aussi chez les descendants par des tares bien connues : absence de certaines dents ou persistance des dents de lait, crâne en pain de sucre ou manquant d'une portion de l'occipital, ectrodactylie, pied bot, infantilisme, microcéphalie, strabisme, épilepsie, etc....)

Quelques-unes de ces tares sont communes à la descendance des parents atteints de l'une ou l'autre de ces trois causes d'intoxication. Beaucoup de monstruosités fœtales, non viables, sont justifiables d'une semblable origine.

Ces observations faites sur l'espèce humaine ont été complétées par de très intéressantes expériences dues à STOCKARD (54). Cet auteur a intoxiqué des Cobayes au moyen d'inhalations de vapeurs d'alcool. Les effets immédiats sont très variables, l'animal étant déprimé ou, au contraire, excité, mais conservant un bon état général.

Lorsqu'on accouple des mâles ainsi intoxiqués avec des femelles normales, on observe une proportion considérable de couples stériles, d'avortements ou de mise au monde de petits mort-nés. Beaucoup de ceux qui viennent au jour, vivants et à terme, meurent peu après leur naissance ; ceux enfin qui restent en vie présentent divers troubles nerveux ou des lésions oculaires.

Or, même si ces descendants ne sont pas soumis à l'action de l'alcool, leurs enfants présentent des manifestations pathologiques de même ordre, que ceux-ci transmettent à leur tour à leur descendance. A côté d'un grand nombre de Cobayes mort-nés ou venus avant terme, on observe, en effet, des animaux vivants, mais atteints de troubles nerveux tels qu'une sorte de paralysie agitante, ou de lésions oculaires (cataracte, opacité de la cornée, yeux déformés ou asymétriques), de monophthalmie ou d'anophthalmie avec disparition totale des globes oculaires, des nerfs optiques, du chiasma, etc... Certains présentent enfin des malformations des extrémités.

Ici encore il ne s'agit nullement de la réapparition chez le descendant de lésions identiques à celles des parents. L'intoxication a déterminé une modification générale du milieu intérieur qui a agi, soit par les poisons eux-mêmes, soit par les produits de réaction de l'organisme, sur les éléments sexuels. Ceux-ci ont été modifiés et cette modification se traduit chez le descendant par toutes sortes de dystrophies ou de malformations dont l'ensemble

constitue ce qu'on appelle, suivant les cas, hérédités alcoolique, tuberculeuse, ou syphilitique.

Ces manifestations pathologiques sont autant d'exemples de ce fait que, dans les variations acquises, il n'y a d'action possible sur la descendance que par l'intermédiaire des variations générales du milieu intérieur qui conditionnent, accompagnent ou suivent ces variations.

Il est intéressant d'opposer à ces faits la non-hérédité de l'immunité acquise. A la vérité il serait étonnant que cette immunité due à des propriétés humorales, conditionnées par les leucocytes de l'individu, passât aux descendants, les échanges à travers le placenta étant laissés de côté. Par contre, il n'est pas démontré que les descendants d'animaux immunisés contre telle ou telle infection, s'ils n'héritent pas de cette immunité spécifique, ne puissent pas présenter quelque modification physiologique, différente de celle des parents.

4° Hérédité des variations liées à l'action des autres facteurs du milieu. — Ainsi que WEISMANX l'a nettement indiqué, la signification des expériences ayant trait à l'action des différents facteurs du milieu dépend essentiellement de la nature des facteurs envisagés. Les uns, tels que la température, certaines radiations (rayons X, rayons ultra-violets, radium), étant susceptibles d'atteindre les organes profonds, peuvent agir directement sur les cellules génitales, ce qui n'exclut d'ailleurs pas une action simultanée indirecte par le soma; les autres (variations de nourriture, composition de l'air, etc...) ne peuvent atteindre les éléments génitaux qu'à travers le soma, c'est-à-dire par l'intermédiaire du milieu intérieur.

L'existence de variations germinales, donc héréditaires, déterminées par une action directe de certains facteurs du milieu sur le germen, ne saurait être mise en doute. TOWER (58), notamment, a montré que de telles variations peuvent être produites chez *Leptinotarsa decemlineata*, par l'action de changements de température, mais que cette action n'est efficace que si elle est appliquée à un certain moment de l'évolution ontogénique, dans le cas particulier pendant la période de maturité génitale.

Lorsqu'on observe un parallélisme remarquable entre les variations des parents et celles des descendants, les lamarckiens y

voient un cas d'hérédité des caractères acquis, tandis que les weismanniens considèrent ces faits comme dus à une action simultanée et directe du facteur du milieu sur certains déterminants identiques du soma et du germen. Sans faire intervenir ici la notion superflue de déterminants, on peut penser que, dans certains cas, les variations germinales portent sur les mêmes constituants que les variations somatiques.

Les modifications expérimentales observées ne sont d'ailleurs pas limitées le plus souvent à un caractère; c'est ainsi que reprenant les expériences de STANDFUSS et de FISCHER, relatives à l'action de la température sur les Papillons, FEDERLEY (1906) constata que la variation ne portait pas seulement sur le plus ou moins grand développement des taches de l'aile, mais aussi sur la forme et la répartition des écailles, sur la disposition des nervures et d'autres parties des ailes. Ces variations sont très irrégulières; certains individus ne varient pas, d'autres beaucoup. Chez les uns les modifications portent sur les ailes antérieures, chez les autres sur les ailes postérieures. En cherchant bien on trouverait sans doute d'autres modifications. Il semble bien qu'ici encore, il s'agisse moins de caractères acquis proprement dits que d'une variation générale du germen déterminant chez les descendants des modifications qui rappellent plus ou moins celles présentées par les parents.

Par contre, dans les expériences de FRÄNCKEL sur les Cobayes, l'exposition aux rayons X a bien déterminé chez ces animaux une sorte de tonsure qui a réapparu chez les descendants au même endroit. Encore ces descendants étaient-ils petits, malingres, ce qui laisse supposer que le germen avait été atteint fortement et directement par l'irradiation.

Le fait expérimental le plus remarquable concerne le cas du Pêcher à feuilles subpersistantes étudié par BORDAGE. La valeur du biologiste qui l'a signalé nous est un sûr garant que le fait a été bien observé et nous devons le considérer comme exact. Dans ce cas, il s'agit moins de l'hérédité d'un *caractère* que de la transmission héréditaire d'une variation générale se traduisant, entre autres choses, par la subpersistance des feuilles. On note, en effet, des modifications morphologiques externes et internes de la feuille et de l'arbre tout entier; les feuilles sont d'une teinte plus sombre, l'épiderme et la cuticule deviennent plus épais; on

voit apparaître dans le pétiole et les nervures un tissu de soutien qui manque dans les régions tempérées. Les écailles des bourgeons sont également modifiées; c'est donc moins un caractère local qu'une modification générale qui est héritée, celle-ci se traduisant, soit par suite d'une modification parallèle du germe, soit peut-être par une pure coïncidence, chez le descendant comme chez l'ascendant, par une subpersistance des feuilles. Il ne faut d'ailleurs pas oublier qu'il s'agit ici d'un végétal se reproduisant par graines, c'est-à-dire au moyen d'embryons qui se sont formés et qui ont été maintenus un certain temps dans les mêmes conditions que le parent soumis à un climat doux. L'expérience n'a donc plus la même signification que dans le cas d'animaux se reproduisant par œufs, puisque le descendant a passé sa toute jeunesse, c'est-à-dire la période de son existence où il est peut-être le plus influençable, en étant précisément soumis aux conditions extérieures qui ont déjà modifié le parent.

En ce qui concerne les faits de la deuxième catégorie, c'est-à-dire ceux où l'action sur le germe ne peut s'exercer que par l'intermédiaire du soma, aucun d'entre eux ne peut être présenté comme établissant d'une façon péremptoire l'existence d'une hérédité des « caractères acquis ». Déjà nous avons vu ce qu'il fallait entendre par hérédité des mutilations. Les quelques expériences citées comme des exemples d'hérédité de variations acquises sous l'influence d'un changement de nourriture ne sont nullement démonstratives. Quelques-uns des descendants d'*Ocneria dispar* nourris avec du Noyer, par exemple, présentent bien des variations rappelant plus ou moins celles des parents, mais ce sont des variations inconstantes, fugitives, même si on continue la nourriture étrangère, et qui sont susceptibles d'être attribuées à un état de faiblesse ou d'intoxication passager de la lignée par suite de la nourriture anormale. Nous avons vu également quelle signification il fallait accorder à la transformation de *Lecanium corni* en *L. robiniarum*. Il s'agit d'une variation brusque, survenant chez de rarissimes individus et d'ailleurs réversible.

La conclusion de tout ceci, c'est qu'à part des cas assez exceptionnels pour pouvoir n'être considérés que comme de simples coïncidences, il n'y a jamais hérédité des caractères acquis au sens propre du mot.

Ce qu'il importe d'envisager, ce sont moins des variations de

caractères que des variations plus générales, affectant l'organisme dans son entier, par l'intermédiaire du milieu intérieur qui est le trait d'union entre ses différentes parties.

La cellule germinale ne jouit pas, à ce point de vue, d'une situation privilégiée, la mettant hors d'atteinte de ces variations de la constitution générale de l'organisme. Comme tout autre plastide, et en fonction des affinités physico-chimiques de ses constituants, elle emprunte au milieu intérieur certaines substances et lui en restitue d'autres ; elle subit plus ou moins, selon leur amplitude et selon sa nature propre, le contre-coup des variations physico-chimiques de ce milieu.

C'est en ce sens qu'il y a hérédité des variations acquises par l'individu, sous l'influence des conditions extérieures ; mais cette hérédité n'est pas spécifique, ne comporte pas la réapparition nécessaire des variations locales présentées par le parent. Celles que nous voyons apparaître chez le descendant sont parfois de nature à rappeler celles-ci, mais peuvent aussi être très différentes.

L'hérédité des variations acquises est une loi générale des organismes unicellulaires et s'applique aux générations de cellules d'un organisme, qu'il s'agisse de cellules sexuelles, de leucocytes ou des éléments d'un tissu quelconque de l'économie. Les leucocytes d'un organisme immunisé lèguent à leurs descendants la propriété d'entretenir cette immunité. La cellule devenue cancéreuse transmet cette propriété à toutes celles qui dérivent de sa multiplication. La cellule sexuelle modifiée lègue cette modification aux cellules de l'organisme qu'elle engendre. Tout ceci sous réserve que ces propriétés acquises ne sont pas éternelles, qu'elles ne persisteront que dans la mesure où un nouveau changement des conditions ne les aura pas modifiées à nouveau.

Si l'hérédité des modifications acquises se présente comme un fait constant à l'échelle cellulaire, il n'en est plus de même à l'échelle des organismes. C'est qu'ici le milieu des cellules sexuelles ou somatiques, susceptible de déterminer en elles des modifications acquises, est le milieu intérieur, dont la caractéristique la plus remarquable est la constance. Il semble, en effet, que tous les organes de l'être vivant concourent, à l'envie, au maintien de la composition physico-chimique de ce milieu. Il ne saurait d'ailleurs varier dans des limites un peu importantes sans entraîner la mort de l'individu.

Pour apprécier la possibilité d'un retentissement sur la descendance d'une variation acquise, il faut donc rechercher quelle est la nature de la modification générale du milieu intérieur qui en est l'accompagnement, la cause ou l'effet. Ce n'est, semble-t-il, que dans des cas exceptionnels que celle-ci sera assez intense, assez durable, pour, sans entraîner la mort de l'organisme, influencer d'une manière non éphémère ses cellules génitales.

Ceci nous permet de comprendre qu'à côté de cas certains de retentissement sur la descendance des modifications acquises, il y en ait tant où ce retentissement peut être cherché en vain. Je n'en citerai qu'un exemple pour terminer. Depuis des siècles, l'homme entretient et multiplie par bouture, greffe ou marcottage des arbres fruitiers, des plantes ornementales, des plantes alimentaires telles que la pomme de terre. Autant les caractères de chaque race se conservent par ce mode de multiplication, autant ils disparaissent, en général, lorsqu'on cherche à reproduire ces organismes par la voie sexuée. Les noyaux de nos arbres fruitiers nous donnent des arbres sauvages ou très voisins de l'état sauvage; les Pommes de terre issues de graines sont des plantes à tubercules petits, âpres et non comestibles. Depuis des siècles, ces organismes produisent pourtant chaque année des graines et, malgré ce laps de temps, celles-ci sont encore sensiblement pareilles à celles de leurs ancêtres sauvages.

Si nous devons vraisemblablement renoncer à la notion de l'hérédité des caractères acquis, pour ne conserver que celle de retentissement sur la descendance des variations générales acquises, il en résulte que la conception lamarckienne ainsi transformée perd toute sa signification au point de vue de l'explication de l'adaptation des êtres vivants à leurs conditions d'existence. Si la variation du parent se traduit chez le descendant par quelque chose pouvant être tout différent, ce facteur primaire de l'évolution ne saurait à lui seul expliquer l'adaptation. Nous sommes ainsi conduits à en chercher l'origine dans d'autres facteurs de l'organisme ou du milieu. C'est ce que nous allons maintenant envisager.

IV

**LES VARIATIONS D'ORIGINE INTERNE
ET L'ADAPTATION SECONDAIRE PAR SÉLECTION**

Tandis que les variations d'origine externe, considérées par les lamarckiens comme des réactions adaptatives, permettent, en admettant l'existence de l'hérédité des caractères acquis, d'expliquer l'adaptation des êtres vivants à leur milieu, il est évident que des variations internes, déterminées par quelque cause intérieure purement fortuite, n'ont aucun caractère adaptatif nécessaire. L'adaptation ne se comprend que si l'on fait intervenir cette notion que seules les variations utiles ou du moins compatibles avec la survie peuvent être transmises, tandis que les variations nuisibles amènent plus ou moins rapidement la disparition de la lignée qui en est le siège. Cette idée est souvent exprimée dans un langage imagé, en disant que la nature choisit parmi les diverses variations celles qui sont profitables à la race et détruit celles qui sont préjudiciables, comme un éleveur choisit, sélectionne parmi ses produits ceux qui présentent au maximum les particularités recherchées.

C'est l'immortel mérite de DARWIN d'avoir montré le rôle énorme que cette *sélection* a joué et joue dans l'évolution des êtres vivants. Ce qu'on appelle avec DARWIN lutte pour la vie est une façon anthropomorphique d'exprimer ce fait d'expérience qu'un organisme ou une lignée d'organismes ne survivent que si, à chaque instant, ils présentent une constitution et par suite une structure et un fonctionnement capables de leur permettre de continuer à vivre dans les conditions de milieu qui leur sont faites. Ainsi un animal devra pouvoir résister aux grosses chaleurs de l'été, aux froids de l'hiver, se nourrir d'une proie qu'il puisse se procurer en quantité suffisante, être susceptible d'échapper par la défense, l'invisibilité ou la fuite aux autres êtres qui constituent ses destructeurs naturels. Enfin, si on considère les différents organismes d'une même espèce dans une même région, il est clair que les plus agiles, les plus forts, d'une façon générale

les mieux doués seront plus capables de se nourrir, se maintenir, se reproduire au détriment des plus faibles, des moins aptes qui auront plus de chances de disparaître. C'est surtout cette dernière considération qui évoque l'idée d'une lutte entre les organismes pour la conservation de leur existence. Si on dégage l'idée de la sélection de ces expressions métaphoriques qui ont une vague allure finaliste, on voit que la sélection se ramène à ce fait indiscutable : les mieux adaptés à des conditions de vie données ont plus de chance de subsister que les moins bien adaptés à ces mêmes conditions.

Prise dans sa généralité, la conception de la sélection est donc inattaquable ; les divergences commencent quand il faut expliquer comment le fait de la sélection, répété pendant des nombres immenses de générations, a déterminé ces évolutions progressives ou régressives par rapport à une structure donnée, dont la paléontologie nous a enseigné l'existence, et qui nous incitent à penser que la plupart des adaptations actuelles doivent avoir été réalisées d'une façon lente et graduelle.

L'origine des variations et la sélection d'après Darwin

Préoccupé surtout par le désir d'établir le rôle essentiel de la sélection naturelle dans l'évolution des espèces, DARWIN ne s'est que peu occupé de l'origine même des variations sur lesquelles porte la sélection. Quel que soit le mécanisme de leur apparition, de très nombreuses variations se présentent constamment dans la plupart des espèces et cette constatation suffit pour étayer, en admettant que ces variations soient héréditaires, toute la théorie de la sélection. Aussi, sans chercher à approfondir cette question de l'origine des variations, DARWIN établit-il ses raisonnements en supposant que telle ou telle variation est survenue *par hasard*. Il ne semble pas que, dans sa pensée, cette origine fortuite des variations ait d'ailleurs la signification qu'elle a prise ultérieurement chez certains néo-darwiniens attribuant l'apparition des variations à des accidents purement internes, sans relation avec les conditions extérieures. « Je me suis, nous dit-il en effet, jusqu'à présent quelquefois exprimé comme si les variations — si communes et si diverses chez les êtres organisés soumis à la domes-

tication et à un degré moindre chez ceux qui se trouvent à l'état de nature — étaient dues au hasard. Ce terme qui, cela va sans dire, est incorrect, sert simplement à indiquer notre ignorance complète de la cause de chaque variation particulière ». Se basant sur la fréquence des variations chez les animaux domestiques soumis à des conditions très variables et sur d'autres données, il considère « que la variabilité est en relation directe avec les conditions extérieures auxquelles chaque espèce a, pendant plusieurs générations successives, pu être exposée ». Non seulement DARWIN admet ainsi que les variations sont généralement liées à des actions du milieu, mais il adopte également la conception de l'hérédité des caractères acquis. « Il est incontestable que, chez nos animaux domestiques, l'usage fortifie et développe certaines parties, que le défaut d'usage les diminue et que des modifications de cette nature sont héréditaires. » Mais, si remarquables que soient les influences exercées par les conditions extérieures, « nous pouvons sans crainte dire que ce n'est point à leur action seule qu'on doit attribuer les innombrables et complexes adaptations de conformation que nous observons dans la nature. » Pour les expliquer, il faut faire intervenir la sélection qui est elle-même une résultante des conditions extérieures : « On peut, dans un certain sens, dire que les conditions extérieures causent, non seulement la variabilité, mais qu'elles comprennent aussi la sélection naturelle ; car ce sont elles qui décident de la variété qui doit survivre ». J'ai tenu à citer ces quelques passages pour bien établir la différence qui sépare DARWIN de certains naturalistes néo-darwiniens qui, tout en invoquant la sélection telle que le grand naturaliste anglais l'a entendue, diffèrent profondément de lui en ce qui concerne la part jouée par les circonstances extérieures dans l'évolution des êtres.

Mais, je le répète, ces idées sur l'origine des variations, DARWIN ne s'est pas appliqué à les préciser et à les approfondir et il y a là, à la base même de son système, une lacune qui a retenti d'une façon regrettable sur la solidité de tout l'édifice.

On connaît les grandes lignes de la théorie darwinienne. Si, dans une lignée, apparaît, chez certains individus, par hasard (sous réserve des explications données plus haut) une variation, même faible, mais utile et héréditaire, ces organismes auront plus de chances de se reproduire et leurs descendants posséderont,

par hérédité, la même modification avantageuse. Si parmi ceux-ci, immédiatement ou au bout de plusieurs générations, apparaît une nouvelle variation de même nature, mais plus considérable et par suite encore plus utile, elle sera de préférence conservée par sélection et ainsi, par sélection de variations successives de faible amplitude, pourra se former graduellement une variété ou une espèce nouvelle qui supplantera petit à petit l'espèce dont elle est issue.

Il va sans dire qu'au lieu d'être réalisée ainsi, par étapes, la modification pourrait apparaître d'emblée chez certains individus. DARWIN a cité un certain nombre de ces variations brusques ou sports, mais leur signification évolutive lui a paru restreinte.

Critique. — Il nous faut distinguer, dans cette conception, plusieurs points de vue. Etant donnée une population d'individus de même espèce, il est évident que ceux qui présentent des variations les rendant mieux doués, mieux adaptés aux circonstances extérieures, ont plus de chances de survivre. C'est le fait incontestable de la survivance du plus apte, selon l'expression due à SPENCER. Mais que faut-il entendre par plus ou moins apte ? S'il est certain que des variations d'une assez grande amplitude peuvent conférer à leurs porteurs un avantage ou un désavantage réels, en est-il de même des variations souvent très faibles sur lesquelles DARWIN établit son raisonnement ? Sans doute, il peut être avantageux pour un Mammifère vivant sur la neige d'avoir un pelage blanc, mais si ce pelage est apparu progressivement, par sélection, quel avantage a pu résulter, chez les ancêtres de cette lignée, de la présence de quelques poils blancs seulement ? C'est là un des premiers points faibles de ce système.

Il faut cependant ne pas oublier que les variations ne sont généralement pas isolées, que diverses parties du corps varient corrélativement. La sélection a pu porter non sur la variation envisagée, mais sur quelque autre variation corrélatrice qui constituait, elle, un avantage ou un désavantage sérieux. Le fait est bien connu des éleveurs qui pratiquent la sélection artificielle. « Il en résulte que l'homme, en continuant toujours à choisir et à augmenter ainsi une particularité, modifiera en même temps et sans le vouloir, d'autres parties de la conformation liées à celle qu'il recherche, par les lois mystérieuses de la corrélation ». DARWIN a cité, entre autres, le cas célèbre des porcs de la Floride,

où l'on ne peut conserver que des animaux à soies noires, parce qu'ils peuvent manger impunément le *Lachnantes*, tandis que cette plante est mortelle pour les individus blancs. Il faut aussi tenir compte du fait que des variations, en apparence insignifiantes, peuvent avoir pour la viabilité de la lignée une grosse importance. DOWNING a montré, nous dit DARWIN, qu'aux Etats-Unis « les fruits à peau lisse sont beaucoup plus attaqués par une espèce de Charançon que ceux à peau velue, que les Prunes rouges sont beaucoup plus sujettes à une certaine maladie que les jaunes, enfin qu'une autre maladie sévit beaucoup plus fortement sur les Pêches à chair jaune que sur celles dont la pulpe est d'une autre couleur ». Voilà des faits qui montrent que le duvet qui recouvre certains fruits, ainsi que la couleur de leur pulpe, peuvent avoir une plus grande importance que l'on ne serait enclin tout d'abord à le supposer. Enfin, on sait le parti que DARWIN a tiré de la sélection sexuelle pour expliquer la façon dont certains caractères sexuels, en apparence purement ornementaux et sans intérêt pour la conservation de l'espèce, seraient étroitement soumis à la sélection.

Un deuxième point est le suivant : les variations sur lesquelles porte la sélection sont des variations de faible amplitude ; DARWIN base surtout son système sur les variations individuelles, constituant la variabilité flottante. Pour que la sélection de ces variations puisse avoir une signification évolutive, il faut qu'elles soient *héréditaires*. « Toute variation non héréditaire est sans intérêt pour nous ; mais le nombre et la diversité des déviations héréditaires de structure, tant insignifiantes que présentant une importance physiologique considérable, sont infinis ». C'est du moins ce que l'on observe chez les animaux domestiques, le travail des éleveurs consistant précisément à sélectionner des variations souvent minimes, mais héréditaires. DARWIN pense que les variations, présentées par les espèces vivant dans la nature, sont aussi le plus souvent héréditaires. « Les nombreuses et légères différences qui surgissent fréquemment chez les descendants de mêmes parents, ou auxquels on peut supposer une telle origine, s'observant fréquemment chez les individus de même espèce, habitant une localité déterminée, peuvent être qualifiées de différences individuelles. Personne n'admet que les individus d'une même espèce soient tous fondus dans le même moule, et ces

différences individuelles ont pour nous une haute importance, car ainsi que chacun le sait, elles sont toutes héréditaires et fournissent des matériaux sur lesquels la sélection naturelle peut exercer son influence en les accumulant, exactement comme l'homme accumule chez ses productions domestiques, dans quelque direction donnée que ce soit, les différences individuelles qu'il peut avoir intérêt à développer. » C'est sur cette variabilité individuelle, ainsi que parfois sur des variations plus fortement accusées, que porterait la sélection naturelle.

L'étude expérimentale de la variation a depuis montré, ainsi que nous le verrons, qu'il y a beaucoup moins de variations héréditaires que DARWIN ne le supposait. Sans doute, dans une population présentant une variation continue, fluctuante, on peut bien dans certains cas, par sélection, séparer les génotypes qui par leur réunion et leur croisement donnent l'impression de variabilité continue, mais souvent aussi on a constaté que nombre de variations individuelles, liées aux conditions du milieu, n'étaient nullement héréditaires et que la sélection de telles variations était absolument inefficace. Il y a ainsi d'innombrables variations non héréditaires, si bien que la sélection des variations minimales apparaît comme incapable d'expliquer l'ensemble de l'évolution des êtres vivants.

Une troisième question, très importante pour comprendre le mécanisme de formation des espèces par sélection est liée encore plus directement au problème de l'origine des variations. Lorsque des individus ont présenté une variation utile d'une certaine amplitude et héréditaire, leurs descendants sont affectés de la même variation avec une amplitude égale ou inférieure à celle des parents, mais il n'y a pas de raison *a priori*, pour que cette amplitude soit supérieure. La théorie exige cependant que la sélection porte graduellement sur des variations de plus en plus accentuées jusqu'à l'état que nous constatons aujourd'hui comme le plus avancé. Si l'on admet que les variations sont d'origine externe et que les conditions extérieures continuant à agir conditionnent la variation de tel ou tel organe, dans un certain sens, on peut comprendre que l'action cumulative de ces conditions produise une aggravation progressive de la modification envisagée. Mais on voit immédiatement que cette conception n'est autre que celle de l'hérédité des caractères acquis dont nous

avons vu les difficultés et que la sélection n'est plus qu'un adjuvant favorisant l'évolution qui se fait alors naturellement et précisément dans le sens utile.

Si l'on estime que les variations sont d'origine interne, n'ayant avec les conditions extérieures que des relations très lointaines et telles que ces conditions n'en déterminent ni la nature, ni la grandeur, l'apparition d'une variation d'un type plus accentué ne présente qu'une très faible probabilité. Les mutations étant réalisées au hasard, il y a autant de chance pour qu'il n'y ait à un moment donné aucune variation de l'organe considéré ou pour qu'il y en ait dans n'importe quel autre organe ou dans le même organe, mais dans n'importe quelle direction.

Sans doute la sélection pourrait cependant agir, la variation de degré plus élevée n'étant pas impossible, mais il faudrait parfois un temps considérable avant que celle-ci fut réalisée. De plus, pendant ce laps de temps, toutes sortes d'autres variations auront pu prendre naissance et donner prise directement, ou par variations corrélatives, à la sélection. Il est alors difficile de comprendre que l'évolution puisse se produire dans un sens donné, sans qu'entre chaque étape la lignée se soit complètement transformée et dans toutes les directions. Aussi beaucoup d'auteurs ont-ils été amenés, en se basant d'ailleurs sur des faits très suggestifs, à penser que l'évolution se faisait naturellement dans un sens donné, qu'une fois une variation produite, il y avait dans la lignée une constitution telle qu'une nouvelle variation de même sens et plus accentuée tendrait à se produire. L'appel fait à cette conception de l'*orthogénèse* montre bien que la sélection ne suffit pas à tout expliquer, et qu'aucune conception n'est susceptible, de par sa simplicité, d'embrasser dans son ensemble le mécanisme si complexe de l'évolution.

En dehors de ces critiques qui portent sur les matériaux même soumis à la sélection, on en a fait beaucoup d'autres, devenues classiques, ayant trait à l'efficacité de la sélection elle-même. On a montré notamment que la concurrence entre individus ne revêt pas le caractère de lutte acharnée que l'on s'est plu à représenter. Dans bien des cas, ce sont les conditions climatiques qui constituent de beaucoup le facteur sélectif le plus important. D'autre part, s'il est vrai que c'est dans les genres les plus riches en espèces qu'on observe la plus grande variabilité, celle-ci

paraît être surtout réalisée lorsque les conditions de vie sont favorables, plutôt que dans les cas où les organismes ont à lutter contre des conditions très dures. LUTHER BURBANK, cultivateur de Californie, a constaté que ce sont les cultures en terrain riche et dans de bonnes conditions qui déterminent le plus facilement des variations nouvelles. Bien souvent, d'ailleurs, le sort des variations nouvelles dépend moins de leur utilité que d'un hasard aveugle, des circonstances fortuites qui, pendant la vie larvaire ou au cours de la vie adulte, laissent subsister certains êtres ou déterminent la mort d'autres organismes. Cette constatation limite singulièrement le champ de la sélection naturelle. D'autre part il ne faut pas oublier que si une variation est avantageuse, elle peut être souvent compensée par quelque variation nuisible, si bien que la sélection s'exerce en réalité sur un ensemble et non sur telle ou telle particularité.

L'origine des variations et des espèces d'après Weismann

Dans la première théorie qu'il a émise (*Essais sur l'hérédité*), WEISMANN rattache les phénomènes d'hérédité à la continuité, à travers les générations, du plasma germinatif. La variation ne pouvant provenir de l'hérédité des caractères acquis qui n'existerait pas, il faut en chercher la cause dans des modifications internes du plasma germinatif. WEISMANN a d'abord pensé qu'une première source de variations pouvait provenir du fait de l'expulsion d'un certain nombre de plasmas ancestraux, lors de la formation du deuxième globule polaire. Ce serait grâce à ce processus que le nombre des plasmas ancestraux n'irait pas en suivant une progression géométrique au cours des générations. Cette expulsion de plasmas ancestraux dans le deuxième globule polaire se ferait plus ou moins au hasard, d'où variation.

Une deuxième cause de variation tiendrait à la génération sexuelle qui, en combinant les plasmas germinatifs des parents et tous les plasmas ancestraux qu'ils contiennent, engendrerait une diversité infinie entre les produits. Ceci suppose l'existence préalable de variations chez les ancêtres et, comme ces variations ne peuvent avoir été acquises, il faut de proche en proche remonter en chercher l'origine jusque chez les premiers ancêtres, les

Protozoaires, chez lesquels il y a hérédité des caractères acquis. Ce sont donc les différences acquises des Protozoaires ancêtres qui, en se combinant pendant des générations, auraient engendré la série croissante des variations individuelles, au moyen desquelles la sélection a pu donner naissance à toutes les espèces animales ou végétales. Enfin WEISMANN accorde, comme nous l'avons vu, une certaine influence aux conditions extérieures, mais cette influence est infime.

Lorsque, plus tard, WEISMANN eut élaboré sa théorie des déterminants, il fut nécessairement conduit à placer l'origine des variations dans une modification du ou des déterminants correspondants. Or, d'après lui, ces déterminants se multiplieraient pendant tout le développement de la lignée sexuelle ; il en résulterait que, pour toute espèce de causes fortuites, les différents biophores se diviseraient avec une plus ou moins grande vitesse, si bien qu'au bout d'un certain temps, les déterminants ne seraient plus identiques à ce qu'ils étaient au début. D'autre part, l'auteur fut amené à accorder une grande importance aux variations des déterminants sous l'influence des conditions extérieures. Lorsqu'une action extérieure modifie certains déterminants des cellules du soma, elle agirait simultanément, quoique d'une façon affaiblie, sur les déterminants identiques du germe.

Niant systématiquement l'hérédité des caractères acquis, WEISMANN devait trouver une autre explication des phénomènes d'adaptation. Il ne pouvait, d'autre part, ne pas reconnaître le bien-fondé des critiques fondamentales adressées à la sélection : comment notamment les variations pouvaient présenter, au cours des générations, cette accentuation graduelle que suppose la théorie. Or, la caractéristique du système de WEISMANN est d'éluder une difficulté en faisant une hypothèse nouvelle susceptible de la résoudre. Cette opération a consisté dans le cas particulier à imaginer la *sélection germinale*.

Transportant, un peu par abus de mot, la sélection dans le royaume hypothétique des déterminants, WEISMANN, reprenant l'idée de la lutte entre les parties de l'organisme, introduite par W. Roux, imagina une lutte entre les déterminants, dans le germe. Au cours de leur division par reproduction, certains déterminants, pour toute espèce de causes fortuites, se multiplient plus intensément que d'autres. Ils se trouvent plus nombreux et plus

forts. A la génération suivante la lutte reprend entre ces déterminants déjà favorisés et les autres déterminants restés au même niveau ou même placés à un niveau inférieur. Les déterminants les plus favorisés se multiplient le plus intensément et cette accentuation est d'autant plus marquée que la lutte est plus inégale avec les autres déterminants à chaque génération. Consécutivement les parties, conditionnées par les déterminants favorisés, seront, au cours des générations, de plus en plus développées. Ainsi s'expliqueraient mécaniquement les faits d'orthogénèse.

Critique. — On pourrait adresser bien des critiques à la conception de WEISMANN, si l'on voulait descendre dans le détail de ses différentes parties. Il en est une fondamentale : tout le système particulière des déterminants et biophores, qui dérive d'ailleurs des gemmules de DARWIN, des caractères élémentaires de NÆGELI, des particules de DE VRIES, ne repose absolument sur rien. C'est une création pure de l'imagination, qui se prête, évolue, suivant les difficultés ou les problèmes qui se présentent. Des plasmas ancestraux, WEISMANN a passé aux déterminants ; de la différence d'essence entre soma et germen, WEISMANN en est venu à placer dans toutes les cellules les mêmes déterminants, mais à des états d'activité différents. Après avoir écarté presque complètement les influences du milieu comme facteur d'évolution, il est amené à leur attribuer la plupart des variations germinales et à y chercher les causes directes de la lutte entre les déterminants. Si WEISMANN a eu le mérite de discuter la question de l'hérédité des caractères acquis, toute son œuvre, antiscientifique par son caractère d'hypothèse non basée sur des faits, a été néfaste par le retentissement regrettable qu'elle a eu jusqu'à ce jour sur toute la biologie.

La théorie de la mutation de De Vries

Bien que nettement différente par certains points des conceptions que nous avons déjà envisagées, la théorie de l'origine des espèces par mutation se rattache étroitement au darwinisme par le rôle prépondérant qu'elle attribue à la sélection. Elle est proche du weismannisme par l'origine interne qu'elle assigne aux variations héréditaires et par certains points de vue théoriques, notam-

ment l'hypothèse de l'existence de particules représentatives des caractères des organismes : les unités spécifiques de DE VRIES sont sœurs des déterminants de WEISMANN.

Un des mérites incontestables de la théorie de DE VRIES est qu'elle est basée sur de patientes expériences d'un puissant intérêt. J'examinerai avant tout les observations fameuses faites sur *Oenothera lamarckiana*, qui sont à la base de son système.

L'origine d'*Oenothera lamarckiana* n'est pas connue avec certitude. Selon les uns, elle proviendrait du Texas, où elle aurait vécu à l'état sauvage. Pourtant on n'a encore jamais pu l'y retrouver en cet état. On raconte qu'elle fut importée en Angleterre, comme plante ornementale, vers 1858. Il semble, d'autre part, qu'elle ait déjà existé, en ce pays, au XVIII^e siècle. Quoi qu'il en soit, elle se répandit assez rapidement en Europe où on la retrouve quelquefois échappée des jardins et prospérant à l'état sauvage.

C'est ainsi que dans un champ de Pommes de terre abandonné aux environs d'Amsterdam, à Hilversum, DE VRIES trouva plusieurs centaines de pieds d'*Oenothera lamarckiana* qui présentaient une grande variabilité des différents organes, notamment de nombreux cas de fasciation et d'ascidies foliaires. D'autre part, à côté des formes-types se trouvaient deux formes nouvelles, *Oenothera brevistylis* et *Oenothera laxifolia*, qui paraissaient provenir d'*Oenothera lamarckiana*. Pensant que l'*Oenothera lamarckiana* d'Hilversum était en voie de produire des variétés nouvelles, DE VRIES en transporta 9 pieds dans le jardin botanique d'Amsterdam en 1886 et prit les précautions nécessaires pour assurer leur autofécondation.

Les premiers descendants, en 1888-89, comprenaient 15.000 *Oenothera lamarckiana* et 10 mutants appartenant à deux formes nouvelles (*nanella* et *lata*). L'année suivante (1890-91), 10.000 individus étaient du type *lamarckiana*, 3 du type *nanella*, 3 du type *lata* et 1 d'une nouvelle forme *Oenothera rubrinervis*. En 10 ans, apparurent ainsi, et à plusieurs reprises, 7 formes nouvelles, 7 mutations provenant de *Oenothera lamarckiana* : *gigas*, *albida*, *oblonga*, *rubrinervis*, *nanella*, *lata*, *scintillans*. Les formes trouvées à Hilversum, *Oenothera brevistylis* et *laxifolia*, n'apparurent pas dans ces cultures.

Ces mutants ne représentent d'ailleurs pas toutes les mutations possibles d'*Oenothera lamarckiana* : Des graines fournies à

MAC DOUGAL (37), et semées dans le Jardin botanique de New-York, donnèrent encore 7 mutants nouveaux, en plus de ceux décrits par DE VRIES.

Les caractéristiques de ces mutations sont les suivantes :
 1° Les mutants apparaissent *brusquement*, c'est-à-dire sans intermédiaires et toujours en *petit nombre*. Ainsi, sur plus de 80.500 individus recueillis en 10 ans de culture, il n'y eut que 834 mutants appartenant aux 7 types nouveaux. Certains n'apparurent qu'une seule fois (*Enothera gigas*), d'autres seulement 8 fois (*Enothera scintillans*), 32 fois (*Enothera rubrinervis*), 56 fois (*Enothera albida*). La forme la plus fréquemment observée fut *Æ. oblonga* (350 individus).

2° Les mutants déjà apparus à une génération peuvent réapparaître, en nombre variable, aux générations suivantes de la plante souche. Ils se détachent ainsi de la lignée (*Enothera lamarckiana*) comme autant de rameaux, le type *lamarckiana* continuant à persister et à représenter l'immense majorité.

3° Ces mutations sont caractérisées, non par une variation portant sur tel ou tel organe, mais par un changement général donnant à la plante un habitus tout nouveau et qui, à l'analyse, porte sur la robustesse des tiges, la forme, la couleur des feuilles, des nervures, la disposition des fleurs, des capsules, des graines, etc.

4° Un certain nombre de ces mutants sont immédiatement héréditaires, c'est-à-dire que tous les descendants ou la très grande majorité de ceux-ci sont semblables au mutant parent. Mais, particularité très remarquable, on voit apparaître parmi ces descendants des mutations nouvelles ou qui sont précisément quelques-unes de celles déjà produites par *Enothera lamarckiana*.

C'est ainsi qu'*Enothera laxifolia* (supposée provenir de *Æ. lamarckiana* et trouvée seulement à Hilversum) a donné naissance aux variétés *lata*, *nanella*, *elliptica*. Le mutant *Æ. nanella* donna la forme *oblonga*. Les *Æ. rubrinervis* produisirent les mutants *leptocarpa* et redonnèrent *lata*.

5° D'autres mutations ne sont héréditaires que d'une façon très inconstante. Non seulement elles donnent comme les précédentes de nouvelles mutations, mais, fait inattendu, une proportion parfois très élevée des descendants reproduisent le type originel *Æ. lamarckiana*. C'est ainsi qu'*Æ. elliptica* ne réapparaît

que dans une faible portion de sa descendance, de 0,2 à 15 p. 100 ; tous les autres individus étant des *Æ. lamarekiana*. De même *Æ. scintillans*, fécondée avec son propre pollen, donne soit 1/3 de *scintillans* et 2/3 de *lamarekiana*, soit inversement 1/3 de *lamarekiana* et 2/3 de *scintillans*. Cette mutation produit en outre souvent des mutants des types *oblonga*, *lata* et *nanella*.

Tels sont les principaux faits : Voyons quelle interprétation en donne DE VRIES. L'auteur part d'une conception de l'espèce déjà formulée par certains botanistes, à la suite de cultures étendues de quelques espèces, telles que les *Draba verna*, étudiés par JORDAN. L'espèce définie par LINNÉ serait une unité trop vaste, qui serait en réalité constituée par toute une série d'*espèces élémentaires* et fixes. La variabilité d'une espèce linnéenne serait due à ce que l'on confond entre elles ces diverses espèces élémentaires. Chacune d'elles prise individuellement se reproduirait d'une façon constante. Elle serait fixe. Nous verrons comment cette conception qui a souvent abouti à une pulvérisation exagérée des espèces linnéennes a cependant trouvé, dans la notion moderne des génotypes, une confirmation expérimentale. Pour DE VRIES, ce qu'il importe de considérer au point de vue évolutif ce n'est ni la variation individuelle (ce qu'il appelle fluctuation), ni l'espèce linnéenne, mais l'espèce élémentaire qui serait une unité réelle. Ces espèces élémentaires se formeraient non d'une façon lente et graduelle par accumulation de variations individuelles, ainsi que le pensait DARWIN, mais prendraient naissance brusquement, par *mutation*. C'est à une semblable explosion d'espèces élémentaires que DE VRIES pense avoir assisté dans le cas d'*Ænothera lamarekiana*.

Les mutants ainsi apparus sont vigoureux ou faibles, adaptés ou non aux circonstances extérieures. Dans la nature, ceux qui sont trop fragiles ou qui sont le siège de variations nuisibles disparaissent. Les mutants forts ou adaptés persistent. L'adaptation résulterait uniquement de la sélection. Tel serait, selon DE VRIES, le mécanisme fondamental de l'évolution : apparition d'espèces élémentaires par mutation et sélection aboutissant à l'adaptation après coup.

Quant à l'origine de ces mutations, elle résiderait uniquement dans des modifications germinales, liées à des causes internes. Sans doute, les actions du milieu peuvent déterminer dans l'orga-

nisme des modifications qui vraisemblablement déclenchent la mutabilité, c'est-à-dire la possibilité de produire des mutants, possibilité qui n'est d'ailleurs pas constante, mais qui n'apparaît qu'à certains moments et après des périodes souvent longues de fixité. Mais à cela se borne l'action du milieu dans la genèse des mutations. A ce point de vue, DE VRIES, qui d'ailleurs n'admet pas les vues lamarekiennes, se rapproche nettement des idées de WEISMANN. Les mutations, d'origine purement congénitale, se ramènent à l'acquisition ou à la perte, ou encore à la mise en latence, ou au réveil de certains caractères, tout ceci conditionné par des particules matérielles, les « unités spécifiques », qui ne sont autre chose que des déterminants.

Critique. — Nous devons maintenant nous demander si l'interprétation de ses expériences donnée par DE VRIES est correcte et si les mutations jouent réellement dans la genèse des espèces le rôle décisif que leur attribue le botaniste hollandais.

Il y a dans ces résultats expérimentaux deux faits assez déconcertants; c'est, d'une part, que les mutants d'*Œ. lamarekiana* sont susceptibles de donner à nouveau des mutants dont certains sont précisément *les mêmes* que ceux déjà fournis par *Œ. lamarekiana*, et, d'autre part, le fait singulier que certains mutants redonnent par autofécondation un nombre souvent très élevé d'*Œ. lamarekiana*. Il est bien évident que depuis que l'on connaît les faits si nombreux d'hérédité alternative et les formes multiples qui peuvent dériver du croisement de deux races différant par plusieurs caractères allélomorphes, on est naturellement porté à se demander si les prétendues mutations de l'*Œnothera lamarekiana* ne seraient autre chose que le résultat de la dissociation d'un hybride mendélien complexe.

Tout d'abord l'expérience de DE VRIES pêche par la base. D'une part, l'origine réelle d'*Œ. lamarekiana* nous est inconnue. D'autre part, DE VRIES a pris la plante déjà en état de variation et vivant à côté de formes nouvelles telles que *Œ. laevifolia* et *brevistylis*. L'expérience eut exigé, pour être correcte, que ces mutations apparussent chez des *Œnothères*, maintenues en autofécondation depuis de nombreuses générations, et n'ayant présenté jusqu'alors aucune déviation importante du type.

Aussi la supposition que l'*Œnothera lamarekiana* serait une plante bâtarde a-t-elle pu être développée avec succès par BATE-

son et par LOTSY. BATESON a notamment montré, par des exemples, la vraisemblance de cette interprétation. Si on croise *Lathyrus odoratus*, race *Stanley*, dont les fleurs sont brun sombre avec les ailes violettes, avec la race *Giant White* à fleurs blanches, tous les individus de la première génération sont du type *Giant Purple Invincible* dont les fleurs sont brun sombre avec les ailes bleues. A la deuxième génération on voit apparaître des *Giant White* pures, des *Giant purple* sans ailes bleues, qui redonnent des *Giant White*, des *Majesty*, des *Giant Purple* et de nouvelles formes ; des *Mars* de couleur rouge qui sont constants ; des *Her Majesty* qui sont constants ; enfin des *Her Majesty* à taches blanches qui redonnent des *Giant White*, des *Majesty* et des *Majesty* tachés de blanc.

On pourrait fournir beaucoup d'autres exemples de ce genre. BATESON en a cité de nombreux. Ces cas de dissociation d'hybrides avec production, par croisement, de formes nouvelles rappellent incontestablement le cas de l'*Oenothera lamarckiana*. Il est donc évident que les faits apportés par DE VRIES ne sont nullement une démonstration certaine de sa théorie des mutations, mais sont susceptibles d'être interprétés avec autant de vraisemblance d'une façon très différente.

De faits mal interprétés, DE VRIES a d'ailleurs pu tirer des conclusions en partie exactes. Il serait notamment très possible que de véritables mutations soient apparues à Hilversum et que des hybrides entre ces mutations et la plante souche, recueillis par DE VRIES, aient redonné des formes anciennes et peut-être disparues et même des formes nouvelles.

Si le cas de l'*Oenothère* était isolé, il serait donc peu démonstratif, mais il prend plus d'importance si on le rapproche des mutations bien étudiées depuis, notamment celles que MORGAN (41-42) a obtenu dans ses élevages de *Drosophila ampelophila*. Dans une lignée de cette Mouche, qui depuis de nombreuses générations n'avait présenté aucune variation héréditaire, MORGAN vit en effet apparaître successivement, brusquement, et toujours en très petit nombre, des mutants tels que des Mouches à yeux blancs, à yeux roses, à ailes tronquées, à ailes perlées, à ailes miniature, etc. Presque toutes ces mutations furent d'emblée héréditaires ; dans leurs croisements entre elles et avec la forme normale, elles suivirent la règle mendélienne ; souvent enfin elles

donnèrent naissance à leur tour à des mutations nouvelles. Il y a entre ce cas et celui de l'Œnothère cette différence qu'une mutation devenue constante ne redonna jamais les autres mutations déjà détachées de la forme normale, ni surtout cette dernière. Cette observation confirme l'interprétation d'après laquelle ces deux catégories de faits seraient liées chez l'Œnothère à une hybridation antérieure, tandis que les autres résultats se rattacheraient plus directement à l'apparition proprement dite de mutations.

Les mutations observées sur *Œ. lamarckiana* et *Dr. ampelophila* ne sont d'ailleurs pas des cas isolés. Depuis longtemps on a rapporté des faits de mutations, c'est-à-dire de variations brusques, héréditaires, ayant été le point de départ de lignées nouvelles. DARWIN lui-même en a signalé un certain nombre et n'a pas manqué de comprendre la signification évolutive de semblables faits, mais il les considérait comme relativement rares et comme jouant un rôle moins important que les variations lentes dans la formation des espèces nouvelles. Bien avant DE VRIES, des auteurs tels que ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE et NAUDIN, ont montré toute l'importance évolutive des mutations. NAUDIN notamment a insisté sur le fait que, de nos jours, les formes nouvelles apparaissent toujours brusquement sans intermédiaires et il a déjà formulé l'idée qu'il existait pour les organismes des périodes de mutabilité séparées par des périodes de stabilité.

Les exemples de ces mutations sont très nombreux déjà : HALLAM a décrit une race de Pores à deux jambes où les membres postérieurs faisaient complètement défaut ; cette anomalie, apparue brusquement, put être transmise pendant trois générations. D'après ANDERSON, un Lapin se trouva dans une portée qui n'avait qu'une oreille et qui devint le point de départ d'une race à oreille unique. Le même auteur mentionne le cas d'une Chienne manquant d'une jambe et qui produisit plusieurs chiens ayant la même défectuosité. La race de Moutons bassets (ancons) provient d'un Mouton ainsi conformé qui naquit en 1791, dans une ferme de Massachussets. La race Merinos de Mauchamp, dont les poils sont longs, soyeux et droits, provient d'un Bélier semblable qui apparut en 1828 dans un troupeau ; pareille mutation se produisit, d'ailleurs, dans d'autres troupeaux. C'est aussi à l'apparition brusque d'un ou de quelques mutants que sont dues les

rares de Bœufs camards ou ñatos, de Bœufs sans cornes, de Serins jaunes, de Pigeons culbutant courte face, de Paons à épaules noires, de Poules à cous dénudés, de Chats à queue courte, etc. Dans l'espèce humaine certaines maladies ou malformations héréditaires sont aussi apparues brusquement : tel est le cas de l'Homme porc-épic, le fameux Lambert, qui transmet sa carapace verruqueuse à ses six enfants et à deux petits-fils, et celui de cette famille siamoise, privée de dents et dont le visage et le corps étaient revêtus de longs poils. Parmi les végétaux, beaucoup de particularités, observées par les horticulteurs, sont également nées par mutations : c'est le cas des fleurs striées, des feuilles panachées, des fleurs doubles, etc., dont beaucoup sont devenues le point de départ de variétés nouvelles.

En 1761, l'horticulteur DUCHESNE observa la naissance brusque du fraisier monophylle dans un semis de *Fragaria vesca* et prononça, pour la première fois, à cette occasion, le mot de mutation, pris dans le sens de variation brusque. Brusquement aussi apparurent la Chélidoine à feuilles laciniées signalée en 1590 et la Mercuriale à feuille de Capillaire découverte par MARCHANT en 1719.

Des mutations ont été signalées dans les espèces microbiennes et une transformation brusque de la Bactéridie charbonneuse a pu être obtenue par M^{me} V. HENRI (27), sous l'influence des rayons ultra-violet. Le Microbe obtenu diffère de la forme souche par ses caractères morphologiques, ses réactions vis-à-vis des colorants, ses propriétés biochimiques et par son action pathogène.

Expérimentalement aussi des mutations ont pu être produites chez des végétaux, au moyen de traumatismes. BORDAGE (5), réussit le premier de semblables transformations en opérant sur le Papayer, *Carica papaya*. Cet arbre porte ses fleurs mâles et femelles sur des pieds différents. En sectionnant la tige de jeunes Papayers mâles, vigoureux, l'auteur détermina la croissance des bourgeons sous-jacents, dont les branches se couvrirent de fleurs femelles. La plante mâle avait été ainsi transformée brusquement en plante femelle.

D'intéressantes expériences de même ordre ont été faites depuis par BLARINGHEM sur le Maïs. Par des sections de la tige, cet auteur a pu obtenir des rejets porteurs d'épis rameux, portant à la fois des fleurs mâles et femelles. Les graines issues de ces épis donnèrent des formes intermédiaires dont trois seraient constantes :

Zea mays precox, entre autres, est caractérisé par sa faculté de mûrir dans une aire beaucoup plus étendue au nord et au sud que le Maïs ordinaire.

Il semble que si au lieu de limiter la recherche des mutations à des cas constituant des écarts très notables d'avec l'animal ou la plante type, on recherchait l'origine de variations de moindre amplitude, le nombre de celles apparues brusquement, c'est-à-dire sans intermédiaires, deviendrait vraisemblablement considérable.

L'existence de mutations proprement dites, c'est-à-dire de variations héréditaires d'une assez grande amplitude, apparues sans être précédées d'une longue série de stades intermédiaires, étant considérée comme certaine, nous devons nous demander quelle en est l'origine. Il est bien évident que les actions extérieures ne paraissent jouer qu'un rôle assez effacé dans leur genèse. « Si nous remarquons, observait déjà DARWIN, que certaines particularités extraordinaires ont ainsi apparu chez un seul individu sur des millions, tous soumis dans un même pays aux mêmes conditions extérieures et qu'une même anomalie s'est quelquefois manifestée chez des individus vivant dans des conditions fort différentes, nous devons en conclure que ces déviations ne peuvent pas être directement dues à l'action des conditions extérieures, mais à des lois inconnues agissant sur l'organisme ou la constitution des individus et que leur production n'est pas plus intimement liée aux conditions extérieures que ne l'est la vie elle-même. »

C'est ainsi que dans le cas des *Drosophila ampelophila* élevées par MORGAN, le rôle des conditions extérieures paraît être très secondaire. Il est vrai que les mutants sont apparus dans des lignées qui avaient été soumises, autrefois, à l'action de hautes températures, des rayons X et du radium. Cette intervention peut avoir produit dans les éléments génitaux des modifications intimes, qui ont pu déterminer chez quelques individus l'apparition de mutations, mais ce n'est là qu'une hypothèse. Cette action du milieu paraît d'autant moins certaine que les mutations ne sont jamais apparues que chez un très petit nombre d'individus. Les mouches à yeux blancs ont eu comme point de départ *un* mutant mâle et cette variation n'est survenue à nouveau que chez deux individus. Il en est de même de la plupart des autres mutations observées.

Par contre on a pu, dans certains cas, saisir l'action modificatrice des conditions du milieu sur les éléments génitaux et consécutivement sur l'apparition des mutations. Les célèbres expériences de TOWER (58) sur un Chrysomélien américain, *Leptinotarsa decemlineata*, parasite des Pommes de terre, sont à ce point de vue très suggestives. Dans la nature on voit apparaître de temps à autre certains mutants, chez lesquels les variations portent sur des différences de coloration : on les appelle *melanicum*, *tortuosa*, *minuta*, *pallida*, *rubrivittata*, ils sont toujours fort rares, 1 p. 6.000 normaux environ. Si on soumet à l'action d'une température élevée et humide les larves de ce Chrysomélien, les adultes deviennent mélaniques ; mais, même si on prolonge cette action pendant plusieurs générations, les descendants lorsqu'on les fait évoluer à nouveau dans les conditions normales ne conservent aucunement le mélanisme des parents. La variation dans ce cas est donc purement individuelle.

Si, au contraire, on soumet aux mêmes conditions de milieu, non plus les larves, mais les adultes, pendant la période où les cellules sexuelles grossissent et mûrissent (*période sensible*), on voit apparaître une proportion très forte de mutants : pour 93 normaux, 23 de la forme *melanicum* et 1 de la forme *tortuosa*. L'action de la chaleur sèche sur des adultes pris au même stade donna 14 normaux, 82 mutants de la forme *pallida* et 2 de la forme *immaculo-thorax*.

Il est vrai que cette expérience ne montre pas que ces conditions extérieures fassent apparaître des mutations nouvelles, mais seulement qu'elles peuvent élever considérablement le taux de certaines mutations déjà connues. L'action extérieure s'exerce évidemment sur les conditions intérieures qui sont la cause directe de l'apparition des mutations.

Cette action favorisante de certaines conditions extérieures est à rapprocher du fait que les mutations sont beaucoup plus fréquentes chez les plantes cultivées et les animaux domestiques, pour lesquels les conditions de vie sont souvent très profondément modifiées, que chez les organismes sauvages.

La cause directe de l'apparition des mutations réside bien, semble-t-il, dans une modification intime des éléments germinaux, modification sur la nature de laquelle nous sommes d'ailleurs réduits aux hypothèses ; tout ce qui peut déterminer cette

modification (action directe de facteurs externes tels que la température, certaines radiations ; action indirecte, par l'intermédiaire du soma, d'autres actions extérieures) contribuera nécessairement à augmenter le nombre et la variété de ces mutations.

Je ne discuterai pas la question théorique, soulevée par DE VRIES, de savoir si telle mutation est due à l'acquisition ou à la perte, au réveil ou à la latence d'un caractère. Cette façon de s'exprimer, outre qu'elle repose sur une théorie particulière aussi peu fondée que celle de WEISMANN, a l'inconvénient d'introduire une fausse précision dans l'explication de phénomènes où il semble qu'il s'agisse le plus souvent de variations assez générales pour se traduire par de nombreuses particularités corrélatives.

Beaucoup d'autres points seraient d'ailleurs à discuter dans la théorie de DE VRIES : on a notamment objecté que nombre de mutants peu vigoureux seraient, dans la nature, rapidement éliminés et par suite sans importance évolutive ; de même ceux qui n'apparaissent que très rarement, tels qu'*Oenothera gigas* (apparue 1 seule fois), courraient de grands risques de ne laisser aucune descendance. Je ne m'attacherai pas cependant à poursuivre ces discussions. Ce qui importe, en effet, c'est moins de rechercher si la théorie de DE VRIES est juste ou fausse que de rassembler les données positives qui nous permettront ultérieurement d'asseoir des conclusions sur une base solide.

Conclusion. — De l'examen des systèmes qui précèdent nous pouvons tirer trois conclusions générales : l'incapacité de la sélection darwinienne à expliquer, par elle seule, l'ensemble de l'évolution des êtres vivants ; le caractère purement théorique et par suite sans valeur scientifique de la conception de WEISMANN ; enfin l'existence certaine de variations brusques et héréditaires paraissant intervenir, pour une part considérable, dans le mécanisme de l'évolution des êtres vivants.

L'origine de ces mutations reste encore mystérieuse. Sans doute, elles sont dues à des causes internes, puisqu'en définitive toute variation héréditaire est une modification germinale, portant sur la constitution intime des gamètes. Cela ne veut pourtant pas dire que les circonstances extérieures ne soient pour rien dans la genèse de ces variations. Les expériences de TOWER ont montré quelle influence les conditions du milieu exercent sur

la nature et la fréquence des mutations. Nombre d'expériences que nous avons citées comme des exemples d'hérédité des caractères acquis nous montrent l'apparition, sous l'influence de certains facteurs externes, de variations brusques, sans intermédiaires, n'affectant qu'un petit nombre des individus, se présentant par suite avec l'aspect de mutations ; telles sont les modifications observées par STANDEUSS sur les Papillons, celles signalées par FRENKEL sur des Cobayes irradiés ; dans ce groupe rentre la transformation brusque de *Leëanium corni* en *L. robiniarum*. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'on a signalé l'existence de variations graduelles ; presque toutes les variations expérimentales offrent les particularités caractéristiques des mutations.

L'intérêt que ces mutations paraissent présenter au point de vue évolutif ne fait qu'accroître l'importance qu'il y aurait à en préciser l'origine. Cette précision ne pourra être obtenue qu'au moyen d'expériences basées sur une technique rigoureuse. Nous nous trouvons ainsi ramenés à la constatation qui est l'idée directrice de ce travail : la nécessité d'une connaissance aussi parfaite que possible des conditions du milieu, afin de pouvoir définir plus exactement quelle est, dans chaque cas, la part qu'il importe d'attribuer à l'organisme et au milieu dans la genèse des variations héréditaires.

Au terme de cet exposé, nous devons constater qu'aucune des théories proposées, aussi bien celles qui dérivent de la conception de LAMARCK, que celles de DARWIN, de WEISMANN ou de DE VRIES, ne nous a fourni une explication complète et solidement assise de l'évolution des êtres organisés. Les problèmes les plus essentiels restent sans solution. Quelles sont les variations héréditaires et les non héréditaires ? Quelle est exactement la cause des modifications héréditaires ? En quoi consistent celles-ci ? Autant de questions fondamentales dont la solution n'a pu être apportée avec certitude par aucune des théories que je viens d'examiner.

Il nous reste maintenant à voir comment les recherches expérimentales modernes, bien qu'effectuées le plus souvent avec une méthode défectueuse, ont cependant réussi à fournir un ensemble de données positives permettant de reprendre, sur une base nouvelle, l'étude du mécanisme de l'évolution des êtres vivants.

V

**L'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE MODERNE
DE LA VARIATION ET DE L'HÉRÉDITÉ**

L'essor qui caractérise l'étude expérimentale de l'hérédité et de la variation, au cours des dernières années, résulte essentiellement de ce que la Biologie put disposer, grâce aux travaux de NAUDIN et de MENDEL sur l'hybridation, d'une méthode de recherches à la fois simple et pratique. Cette méthode constitue un excellent procédé d'analyse des propriétés héréditaires des êtres vivants. Combinée avec une application raisonnée de la sélection, elle permet de séparer, dans la plupart des cas, les variations héréditaires de celles qui ne le sont pas.

Les expériences d'hybridation ne visent nullement à déceler l'origine des variations héréditaires ; par contre, l'analyse serrée des résultats qu'elles ont apportés jette un jour tout nouveau sur la nature des modifications germinales qui conditionnent ces variations et par suite sur la constitution même du patrimoine héréditaire.

Variations individuelles et variations héréditaires

Rien ne permet d'affirmer *a priori* qu'une variation donnée soit ou non héréditaire. Cette indétermination est une des causes principales de l'insuffisance des explications théoriques de l'évolution des organismes. DARWIN, par exemple, considérait comme extrêmement nombreuses les variations héréditaires ; il semble pourtant résulter des recherches modernes que leur nombre est assez restreint. Au cours de ses célèbres expériences sur *Leptotarsa decemlineata*, TOWER a constaté que parmi les diverses variations que présente ce Chrysomélien, il n'y en a guère que 4 à 5 p. 100 qui soient héréditaires.

Pour s'assurer si une particularité donnée est héréditaire ou non, il ne suffit pas de constater qu'elle se répète régulièrement pendant une série de générations. Il pourrait s'agir en effet de

variations individuelles, liées à une certaine condition constante du milieu, et réapparaissant par suite à chaque génération. Le plumage des Serins nourris avec du Poivre doux rouge devient rouge. Que l'on suppose cet Oiseau se nourrissant régulièrement de ce végétal dans son pays d'origine et la couleur rouge du plumage serait considérée comme héréditaire, alors qu'une alimentation sans Poivre montrerait qu'il n'en est rien. De même beaucoup de caractères présentés à chaque génération par les bœufs de Simenthal sont liés à l'action sur chaque individu de la vie dans les pâturages alpins et disparaissent dès qu'on transporte ces animaux dans les plaines de la Prusse orientale.

Pour s'assurer si une particularité ancienne ou nouvelle est héréditaire ou non, un excellent moyen consiste à rechercher si la *sélection expérimentale* entraîne la conservation ou l'accentuation de cette particularité. Si la sélection des individus les plus grands, par exemple, d'une population ou d'une lignée, répétée à chaque génération, ne détermine aucune augmentation de la taille moyenne, c'est que la particularité envisagée n'est nullement héréditaire.

De très intéressantes expériences de cet ordre ont été effectuées par JOHANSEN (32). Dans des Haricots, maintenus en culture pédigrée, cet auteur a séparé, en 1900, les graines les plus grosses qui pesaient 95 centigrammes tandis que le poids habituel n'est que de 55 centigrammes. Les descendants de ces gros haricots produisirent des graines de poids très variable, allant de 35 à 70 centigrammes. Ces graines furent réparties en sept catégories d'après leur poids ; JOHANSEN rechercha ensuite quel était pour les descendants de chacune de ces sept classes le poids moyen des graines produites. Ce poids était toujours voisin de 55 centigrammes. Voici un tableau résumant le détail de cette expérience.

	Poids des graines semées en 1901	Poids moyen des graines recueillies en 1902
1 ^{re} classe. . .	35 à 40	57,2
2 ^e » . . .	40 à 45	»
3 ^e » . . .	45 à 50	53,5
4 ^e » . . .	50 à 55	57
5 ^e » . . .	55 à 60	56,5
6 ^e » . . .	60 à 65	56,6
7 ^e » . . .	65 à 70	55,6

On voit nettement qu'en 1902 les haricots conservaient le même poids moyen, qu'ils soient issus des graines les plus légères ou des plus lourdes.

Le poids des graines n'est donc pas lié à quelque particularité héréditaire, mais résulte uniquement de conditions fortuites, déterminant des variations purement accidentelles. Voilà un cas où la variabilité individuelle n'est pas susceptible, par sélection, de produire aucune forme nouvelle.

Des résultats comparables furent obtenus en sélectionnant pendant cinq générations des Haricots d'après leurs dimensions (longueur et largeur) et des Orges pendant quatre générations, en égard à d'autres particularités.

De même FRUWIRTH (24), en expérimentant sur des cultures pédigrées de Pois, ne put pas davantage élever le nombre des gousses en sélectionnant pendant six générations les individus qui avaient produit les gousses les plus nombreuses. Une sélection pendant trois générations de *Hordeum distichum erectum*, en prenant chaque fois les épis les plus épais, fut totalement inefficace.

Des expériences de LOVE (36) sur les Pois ont montré également que l'on ne pouvait par sélection modifier dans un sens donné, ni la hauteur, ni le nombre des entrenœuds, ni le nombre des gousses, ni le nombre des grains dans chaque gousse.

Divisant une population de Paramécies en trois séries fluctuantes d'après la taille, JENNINGS (1908-1911) constata que, dans les séries de taille grande, moyenne et petite, la taille moyenne des descendants restait la même que dans la population primitive.

De même PEARL et SURFACE (47) cherchant à augmenter, par sélection, la fécondité des Poules, sélectionnèrent des Poules qui, pendant la première année de leur vie, avaient pondu au moins 200 œufs et en étudièrent la descendance. La moyenne de la production des œufs chez ces descendants ne fut pas accrue.

TOWER sélectionna pendant onze générations les *Leptinotarsa decemlineata* chez lesquels les taches du corselet étaient les plus larges et aussi fusionnées que possible. Malgré la sélection, la courbe fournie par chaque descendance ne se déplaça pas du tout dans le sens d'un mélanisme progressif.

J'ai dans le même ordre d'idée constaté que si on choisit, parmi des *Drosophila ampelophila* en lignée pure, les individus

les plus grands et les plus petits, on n'obtient, même en répétant cette sélection pendant plusieurs générations, aucune modification de la taille, les conditions extérieures restant les mêmes. Au contraire, si on fournit un milieu sec ou une alimentation insuffisante, on obtient de petits individus, tandis qu'une nourriture riche, dans un milieu humide, détermine la production d'individus de grande taille ; mais ces particularités restent individuelles et ne sont pas transmises aux descendants.

Voilà donc tout un ensemble de particularités, présentant les fluctuations caractéristiques de la variabilité individuelle qui ne peuvent être modifiées en rien par la sélection et qui par suite ne sont pas héréditaires. A de telles variations de l'individu, n'étant pas accompagnées de modification des éléments génitaux, on tend à donner actuellement le nom de *somations*. Par somations, il faut donc entendre des particularités du soma de chaque individu, non héréditaires. Parmi ces somations, on range de nombreuses variations en plus ou en moins, telles que celles portant sur la taille, le poids, le nombre des parties, l'intensité de couleur, etc., les mutilations, les effets de l'usage, les acquisitions intellectuelles, etc.

Il ne faudrait cependant pas se hâter de conclure par analogie que toutes les variations de poids, de couleur, de fécondité ne sont pas héréditaires. C'est ce que vont nous apprendre de nouvelles expériences. Ainsi JOHANNSEN fut amené à distinguer dans ses cultures de Haricots plusieurs lignées différant par le poids moyen des graines ; dans l'une, par exemple, (lignée I) le poids oscillait entre 50 et 90, tandis que dans une autre (lignée XIX) le poids variait de 20 à 50. Dans la lignée à graines lourdes et dans la lignée à graines légères, le poids présentait des fluctuations, mais les poids moyens conservaient leur valeur caractéristique.

Ce qui fait bien ressortir la différence entre ce qu'il y a d'héréditaire et de non héréditaire dans le poids d'une graine, c'est que dans chacune de ces lignées on est incapable, en sélectionnant soit les graines les plus légères, soit les plus lourdes, de déplacer le poids moyen caractéristique de la lignée. Pendant six générations consécutives, JOHANNSEN sépara en effet, dans chacune des deux lignées, les graines les plus lourdes et les graines les plus légères. Cette sélection longtemps continuée

n'aboutit à aucun résultat. Voici un tableau résumant la marche de cette expérience.

Lignée I (poids élevé)				
	Poids des parents à chaque génération		Poids moyen des descendants	
	—	+	des parents —	des parents +
1902	60	70	63,15	64,85
1903	55	80	75,19	70,88
1904	50	87	54,59	56,68
1905	43	73	63,55	63,64
1906	46	84	74,38	73,00
1907	56	81	69,07	67,66
Lignée XIX (poids faible)				
1902	30	40	35,83	34,78
1903	25	42	40,21	41,02
1904	31	43	31,39	32,64
1905	27	39	38,26	39,15
1906	30	46	37,92	38,87
1907	24	47	37,36	36,95

Chaque année, les descendants d'une même lignée sont, ainsi qu'on le voit, très semblables les uns aux autres, que les graines parentes aient été choisies parmi les plus lourdes ou les plus légères de la lignée.

Au cours de leurs expériences sur la fécondité des Poules, PEARL et SURFACE constatèrent l'existence de deux lignées de fécondité inégale étroitement intriquées l'une dans l'autre, mais qu'ils réussirent cependant à séparer. Croyant augmenter le nombre des œufs d'hiver, ces auteurs sélectionnaient les Poules ayant pondu au moins 45 œufs pendant la saison froide. Ils constatèrent que cette sélection ne déterminait aucune fixation de cette particularité, mais que tous les descendants appartenaient, d'après le nombre des œufs pondus, à deux catégories, correspondant à une fécondité faible et à une fécondité élevée. En croisant entre eux les descendants de haute fécondité et entre eux également ceux de moindre fécondité, ils purent isoler deux

racés dont l'une fournit une fécondité moyenne voisine de 51 œufs et l'autre une fécondité moyenne voisine de 20 œufs.

Nous avons vu que TOWER avait été incapable d'obtenir par sélection une race de *Leptinotarsa decemlineata* mélanique, mais il constata que, dans le même organisme, il y a, par contre, des cas de mélanisme ou d'albinisme héréditaires. Il put ainsi obtenir deux races nettement distinctes. En pratiquant une sélection méthodique dans une race albinos, il put en isoler quatre races différentes, l'une très blanche, l'autre très sombre, et deux de couleur intermédiaire.

Tout ceci nous montre que lorsqu'on envisage une population ou une lignée, dans laquelle une particularité présente une grande variabilité individuelle, il y a de nombreux cas où cette variabilité est purement individuelle et sans portée évolutive, d'autres où elle provient au contraire du mélange de plusieurs races, ayant elles-mêmes leurs fluctuations propres, mais différant par les moyennes différentes de ces fluctuations. A ces races on donne souvent le nom de *génotypes*, parce qu'on suppose que la particularité héréditaire qui les caractérise est liée à un déterminant du germen, à un gène correspondant. D'une façon plus générale, on appelle toutes les particularités héréditaires des *mutations*, terme qui s'oppose aux somations non héréditaires, mais qui n'implique nullement les caractères d'apparition brusque, sporadique, sous forme de rameaux latéraux, qui caractérisent les mutations de DE VRIES.

Ces mutations peuvent porter sur des variations discontinues, c'est-à-dire sans intermédiaire (mutations, sens DE VRIES) ou au contraire sur des variations continues présentant tous les intermédiaires entre deux types extrêmes. C'est la forme de la fluctuation, sa valeur moyenne, qui constituent alors la particularité héréditaire.

La variabilité flottante, que l'on appelle encore *fluctuation* ou *variation continue*, peut donc avoir des significations très différentes. Lorsque, dans une population, on constate une variabilité flottante d'un caractère, de la taille par exemple, si on veut l'exprimer graphiquement, on obtient un *polygone de fréquence*, en portant sur une ligne horizontale les différentes tailles et en ordonnée les nombres d'individus correspondant à ces tailles différentes ou classes. Ces nombres expriment la fréquence de

chaque classe. On constate que, de part et d'autre du *mode* ou classe la plus fréquente, la courbe s'abaisse plus ou moins graduellement jusqu'aux formes extrêmes qui sont les plus rares. Deux cas peuvent alors se présenter :

1° S'il s'agit d'une fluctuation purement individuelle, non héréditaire (somation), on aura beau sélectionner les deux extrêmes, c'est-à-dire mettre en reproduction les individus les plus petits d'une part, les plus grands de l'autre, la courbe de la taille des descendants de ces deux groupes ne sera pas déplacée dans un sens ni dans l'autre.

2° Il peut arriver, au contraire, que la sélection des extrêmes, c'est-à-dire des individus les plus grands et des individus les plus petits, aboutisse à l'isolement de deux races distinctes, ayant une certaine taille moyenne héréditaire très grande dans un cas, très petite dans l'autre. En répétant cette opération sur le reste de la population, on peut ainsi isoler progressivement toute une série de génotypes, caractérisés chacun par la forme et la valeur moyenne de leur polygone de fréquence. Une population présentant l'apparence d'une variabilité continue peut donc être constituée par plusieurs génotypes ayant chacun une taille moyenne caractéristique et héréditaire. Chaque génotype présente en outre des fluctuations non héréditaires, par lesquelles les génotypes voisins arrivent à se toucher et même à empiéter réciproquement les uns sur les autres, ce qui donne à la population son apparence d'homogénéité et de variabilité continue. Dans les conditions ordinaires, l'amphimixie, par le croisement de toutes ces races entre elles, contribue à maintenir fusionnés les génotypes dont l'expérience peut seule démontrer l'existence.

La détermination de la nature héréditaire ou non héréditaire d'une particularité peut être effectuée aussi par la méthode des croisements, à condition toutefois que les particularités envisagées, si elles sont héréditaires, se comportent dans les expériences d'hybridation suivant le mode mendélien. Le croisement entre les formes extrêmes d'une fluctuation non héréditaire ne déterminera, en effet, aucune modification du polygone de fréquence de cette fluctuation, la moyenne restant sensiblement la même. Si les extrêmes appartiennent, au contraire, à deux génotypes différents, ceux-ci pourront être séparés, au cours des génés-

ractions, au moyen de croisements appropriés. Je reviendrai dans un instant sur cette méthode d'analyse des propriétés héréditaires.

Les mutations et leurs modalités héréditaires

L'expérience et l'observation montrent que l'hérédité n'est jamais l'identité entre les parents et les descendants. Une particularité héréditaire présentera toujours des fluctuations individuelles, paraissant liées à l'ensemble des conditions qui ont présidé à l'évolution de chaque organisme.

Dans certains cas, cette échelle de variabilité est extrêmement restreinte ou même en apparence nulle pour un caractère donné : on parle alors de *mutations fixes*. Par exemple, une race homozygote de *Drosophila ampelophila* à yeux blancs présente des yeux blancs chez tous les individus et nous ne savons pas voir s'il existe entre eux des différences dans l'intensité du blanc. Si, au contraire, il s'agit d'une race à yeux panachés, où l'œil incolore est barré transversalement par une tache rouge, on constate que tous les individus ont bien l'œil ainsi conformé, mais qu'il existe des variations notables dans la forme et les dimensions de la tache pigmentée. De même, toutes les *Drosophiles* à ailes vestigiales ont bien leurs ailes réduites à des moignons, mais on peut constater des différences dans la forme exacte et les dimensions de ces moignons d'ailes. Parfois, enfin, la variabilité est encore plus grande, mais si l'on établit le polygone de variation de la particularité envisagée, on constate qu'elle oscille entre des valeurs extrêmes définies et que sa valeur moyenne est constante.

Dans d'autres cas, au lieu d'une mutation fixe, on se trouve en présence de *mutations oscillantes* : tel est le cas de la panachure chez les Souris. La panachure est incontestablement héréditaire comme le montre le résultat du croisement entre Souris panachées et Souris à robe uniforme, mais l'étendue de la panachure des descendants oscille dans de grandes limites autour de la valeur de celle des parents. A la même catégorie de variations oscillantes appartiennent le pelage angora des Chiens, des Lapins, la queue rudimentaire des Chats de l'Île de Man, la queue très longue du Coq phénix du Japon, la présence de plumes sur les pattes des Poules, etc...

Une troisième catégorie de mutations dites *mutations infixables* est caractérisée par le fait que la mutation, si elle est transmise en général, présente cependant des valeurs très inégales et n'apparaît pas chez tous les individus. Ainsi certains Cobayes ont quatre doigts aux pattes postérieures au lieu de trois. La descendance de ces animaux polydactyles ne présente le doigt supplémentaire que dans 97 p. 100 des cas. Le croisement avec des Cobayes normaux ne donne que 24 p. 100 d'animaux polydactyles. Dans les races de Poules hyperdactyles, même parmi les mieux sélectionnées, il apparaît toujours 3 à 4 p. 100 des individus qui n'ont pas le cinquième doigt supplémentaire ; d'autres ne l'ont qu'à une seule patte et en tous cas les dimensions de ce doigt sont très variables. Lors du croisement de Poules pentadactyles avec une race normale, à quatre doigts, l'hyperdactylie ne domine que d'une façon imparfaite : 20 p. 100 des hybrides manquent complètement du doigt supplémentaire.

Les Poissons rouges dont on élève en Extrême-Orient, depuis des siècles, des races présentant certaines particularités telles que la bifurcation ou la trifurcation de la nageoire caudale offrent encore des exemples de mutations infixables.

Il est très intéressant de noter que, dans une même lignée, MORGAN a pu voir se produire des variations héréditaires, immédiatement fixes, œil blanc, œil rose, etc., tandis que d'autres mutations, malgré une sélection prolongée, n'ont jamais affecté d'une façon régulière la totalité des individus. C'est ainsi, par exemple, qu'une Mouche naquit avec une certaine modification des nervures des ailes. Les descendants, issus de son croisement avec une Mouche normale, présentaient la même variation dans la proportion de 1 sur 60. Croisés entre eux, les mutants ne produisirent que 1 anormal pour 35, puis 1 pour 12. Le pourcentage put être ainsi élevé et dans certaines lignées atteignit presque 100 p. 100. Les ailes dites *tronquées* sont aussi une mutation infixable qui se manifeste dans 50 p. 100, quelquefois dans 90 p. 100 des descendants, mais sans que ce haut pourcentage put être maintenu. Ces mutations sont d'ailleurs susceptibles d'être réalisées à des degrés très différents. Sur le même organisme et chez *Drosophila confusa*, A. DELCOURT (13) a observé des anomalies de nervation des ailes, appartenant également à cette catégorie des mutations infixables. Par sélection le pourcentage put

être amené à un taux élevé, mais celui-ci ne fut que temporaire et s'abaissa rapidement.

Les Souris à queue bosselée observées par PLATE (1910) présentent une malformation de la queue consistant en un épaississement noueux avec incurvation de l'appendice caudal, pouvant siéger à la base, au milieu ou à l'extrémité de l'organe. Cette malformation est héréditaire, car elle n'apparaît que dans certaines familles et elle est héritée d'autant plus sûrement que l'ascendance est plus atteinte. Mais la malformation n'est jamais héritée chez tous les descendants et sa variabilité est extrême.

Le cas limite est constitué par certaines observations d'ordre médical où on observe plutôt l'*hérédité d'une tendance* à contracter certaines affections ; on parle alors d'une hérédité de tempérament. L'arthritisme qui se manifeste chez le parent sous forme de crises de goutte, par exemple, pourra se traduire, chez les descendants, par des crises d'asthme ou de lithiase hépatique ou rénale, par des migraines, ou par toute espèce de manifestations pathologiques liées au tempérament arthritique. On parle d'hérédité en général, d'hérédité de tempérament, de tendance.

Pour de semblables cas de transmission héréditaire irrégulière il est nécessaire d'acquérir la certitude que les particularités envisagées sont bien héréditaires et ne sont pas déterminées par quelque cause actuelle ignorée. Or, si la connaissance approfondie du milieu n'est peut-être que médiocrement utile, lorsqu'il s'agit de certaines mutations tout à fait fixes, elle devient, par contre, indispensable lorsqu'on se trouve en présence de ces mutations dites infixables ou de ces cas d'hérédité de tendance, dont la nature héréditaire n'est pas immédiatement évidente et dont la réalisation est des plus variables et des plus inconstantes.

Lorsqu'on a, par sélection, élevé le taux des individus porteurs d'une variation (modification de nervation de l'aile, par exemple) jusqu'à 100 p. 100, mais que ce pourcentage diminue ensuite, même si la sélection est continuée, on peut se demander, en effet, quelle est la signification des individus qui ne présentent pas la variation. Leur patrimoine héréditaire n'est-il pas modifié ? Ou l'est-il moins que celui des autres ? Pourtant si on croise entre eux de ces individus, normaux en apparence, on voit réapparaître un pourcentage souvent élevé de mutants dans leur descendance.

Si la variation est liée à une modification germinale, celle-ci devrait donc exister chez les parents, bien qu'elle ne se traduise extérieurement par rien. Faut-il alors admettre que la réalisation de la variation morphologique est empêchée, modifiée par certaines actions extérieures et que, si les conditions étaient uniformes, les individus seraient tous affectés par la même variation ? Quelle est, d'autre part, la signification des degrés que l'on observe dans la réalisation de la mutation ? Ceux qui la présentent avec le plus de force, tantôt paraissent léguer à leurs descendants une variation plus accentuée, réalisée chez un plus grand nombre d'individus, tantôt ne donnent que des descendants à variation faible ou peu fréquente.

En présence de résultats aussi contradictoires, on en arrive à se demander si les résultats capricieux observés ne sont pas dus surtout à l'action de conditions extérieures variables et même s'il y a quoi que ce soit d'héréditaire dans la réapparition de telles variations. Pour l'étude de cas de ce genre dont l'intérêt est évident, la maîtrise des conditions du milieu devient donc une nécessité primordiale.

Mutations et croisements

Les règles de l'hybridation formulées par NAUDIN, puis sous une forme plus précise par MENDEL, paraissent s'appliquer, non sans quelques variantes, à la généralité des cas. Elles sont, en effet, valables, ainsi que cela a été vérifié expérimentalement, pour un nombre considérable de particularités héréditaires de forme, de structure, de dimensions, de coloration, de processus physiologiques ou pathologiques, observés chez les plantes ou chez les animaux les plus divers.

Ces lois, dont je rappellerai les points principaux, sont basées sur des résultats dont certains nous conduiront à des précisions de la plus haute importance, en ce qui concerne la nature du patrimoine héréditaire.

Lorsqu'on considère, par exemple, deux races de Souris dont l'une est caractérisée par un pelage gris et des yeux noirs, l'autre par un pelage blanc et des yeux rouges (par absence de pigment), il est de toute évidence que les zygotés de l'une et l'autre

race différent par quelque chose qui conditionne précisément, au cours de l'ontogenèse, la production ou la non production du pigment des poils et des yeux. La nature intime de cette différence nous est totalement inconnue. Certains biologistes tendent à placer ces différences dans la présence ou l'absence de certaines particules matérielles déterminantes, mais une semblable interprétation reste purement théorique et n'est qu'une façon de représenter par une image les différences que nous constatons.

A priori on pourrait tout aussi bien penser que ce qui différencie les œufs des deux races ce n'est pas telle ou telle particule, mais bien une constitution physico-chimique différente de la substance vivante, considérée elle-même comme un tout dont chaque élément serait en corrélation fonctionnelle étroite avec tous les autres. Or pour que la substance vivante d'un zygote ait une semblable homogénéité, il faut que les éléments physico-chimiques des deux gamètes qui l'ont constituée aient été intimement fusionnés et combinés de façon à réaliser une substance de nouvelle constitution physico-chimique, capable de donner un être nouveau.

Hérédité constamment intermédiaire. — Si l'on se base sur une semblable conception de la cellule initiale, il semble que, lorsqu'elle doit son origine à des gamètes de race différente, le mélange des éléments physico-chimiques de ces gamètes doive aboutir à la production d'une série d'êtres nouveaux, chez lesquels les particularités se trouveront représentées par un mélange plus ou moins égal, par quelque combinaison nouvelle et stable des particularités des parents.

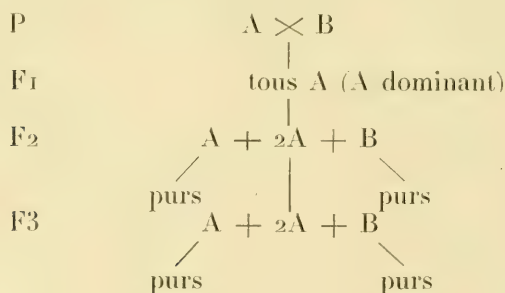
Pareille éventualité paraît être réalisée, mais seulement dans des cas exceptionnels. On parle alors d'*hérédité constamment intermédiaire*. On peut en citer comme exemple le croisement réalisé par CASTLE (8) entre une race de lapin à longues oreilles, mesurant 220 millimètres, et une race à oreilles courtes, mesurant 105 millimètres. La longueur des oreilles des descendants oscille sensiblement autour de la moyenne arithmétique entre les longueurs des oreilles des parents, à la première comme à la seconde génération. Un autre exemple est celui des mulâtres résultant du croisement chez l'espèce humaine entre race blanche et race noire. Sans doute, LANG a essayé de ramener ces faits à la conception mendélienne en décomposant arbitrairement la

série continue observée en éléments discontinus, de même que l'on peut toujours inscrire dans un cercle son polygone limite, mais une semblable opération reste, dans le cas considéré, absolument illégitime et n'a qu'un intérêt purement théorique.

Hérédité mendélienne ou alternative. — Il est, par contre, bien certain que les cas d'hérédité constamment intermédiaire restent exceptionnels et que le comportement est tout autre en règle générale. Au lieu de réaliser un mélange constant des patrimoines héréditaires des deux races, le croisement ne semble déterminer qu'une mise en présence passagère de ces deux patrimoines : dès la deuxième génération d'hybrides on voit, en effet, les races croisées se séparer à nouveau. Cette dissociation est caractéristique de l'hérédité mendélienne. Celle-ci présente d'ailleurs différents types que je vais rapidement examiner.

1° *Type pois.* — Soit le croisement entre une Souris grise sauvage et une Souris albinos. Les descendants (F₁) sont tous de la couleur gris sauvage. Cette couleur est dominante d'une façon constante. Mais si on croise ces hybrides entre eux, on voit apparaître à la deuxième génération des gris purs (homozygotes), des blancs purs (homozygotes) et des gris hybrides (hétérozygotes).

Si l'on appelle d'une façon générale A et B, deux particularités de deux races, formant un couple allélomorphique, on peut représenter ce qui se passe par le schéma suivant :

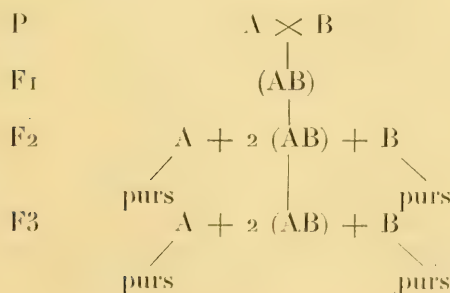


Le phénomène de dominance est extrêmement curieux. Il est certain que les hybrides F₁ ont la constitution héréditaire (A × B); cependant seule la forme correspondant à A se trouve réalisée. On dit que B est en état de latence ce qui est un mot, non une explication. La suite des générations montre que les deux

patrimoines A et B des parents ne sont nullement fusionnés, ne sont pas entrés en combinaison chez les hybrides. On pourrait, pour expliquer le fait de dominance, penser que les deux patrimoines héréditaires agissent simultanément, mais que la réalisation conditionnée par l'un est nécessairement masquée par la réalisation conditionnée par l'autre. Dans le croisement entre Souris grise et blanche, on pourrait supposer que chaque poil est à la fois blanc et gris, mais que la présence des pigments déterminant le gris masque nécessairement l'absence de pigments déterminant le blanc. Une semblable explication ne saurait avoir une valeur générale; même dans le cas particulier, pris comme exemple, elle est d'ailleurs inadéquate, car il existe certaines races de Poules notamment où c'est, au contraire, le blanc qui est dominant par rapport aux autres couleurs pigmentaires. Nous ne pouvons que constater le fait de la dominance, sans en saisir en aucune façon le mécanisme.

2° *Type maïs*. — Les croisements appartenant à ce type ne comportent, au contraire, aucune dominance d'une particularité héréditaire sur l'autre. Si l'on croise par exemple une race de *Mirabilis jalapa* à fleurs blanches avec une race à fleurs rouges, les descendants de première génération ont tous des fleurs roses c'est-à-dire de teinte intermédiaire. Mais cette couleur spéciale aux hétérozygotes ne signifie nullement que les deux patrimoines héréditaires aient été intimement fusionnés, car on assiste, à la deuxième génération, à une séparation des races parentes, comme dans le type précédent : on trouve en effet des plantes à fleurs rouges homozygotes, des plantes à fleurs roses hétérozygotes et des plantes à fleurs blanches homozygotes.

Le type maïs peut être représenté par le schéma suivant :



L'aspect intermédiaire, présenté par les hétérozygotes, n'est d'ailleurs bien souvent qu'une apparence. BATESON a montré que le croisement entre Poules de race noire et de race blanche aboutissait à des hybrides de couleur bleue, connus sous le nom de poules andalouses. Or si on examine, à un grossissement suffisant, les plumes bleues de ces hybrides, on constate que cette couleur est due à l'existence de parties blanches et de parties noires formant une sorte de mosaïque. Les deux couleurs des parents sont donc réalisées simultanément et côte à côte.

Dans d'autres cas ce phénomène est visible directement. DAVENPORT (1906), croisant des Poules noires de la race Cochinchinoise avec des animaux blancs de la race Italienne, observa parmi les hybrides des individus blancs, des noirs et des noirs tachetés de blanc. De même HACKER obtint des Axolotls panachés, par le croisement entre animaux blancs et noirs. Le croisement entre *Datura* à fruits épineux et *Datura* à fruits lisses donne naissance, ainsi que l'a montré NAUDIN, à des hybrides dont les fruits sont lisses par endroits et épineux par ailleurs. C'est dans certains croisements entre Papillons que cette séparation des deux patrimoines héréditaires présente son maximum : la moitié d'un individu est entièrement du type de l'un des parents, l'autre moitié entièrement du type de l'autre parent.

Il est enfin très intéressant de remarquer qu'il peut y avoir dominance d'une particularité à une certaine échelle et hérédité intermédiaire à une autre échelle. Ainsi les hybrides provenant du croisement de Pois à graines rondes avec Pois à graines ridées, ont tous des graines rondes. Mais en examinant au microscope les grains d'amidon chez les parents et chez les hybrides, DARBISHIRE (1908) a constaté des différences très suggestives. Dans le Pois rond, les grains d'amidon sont ovales comme ceux de la pomme de terre et dépourvus de stries radiales. Cet amidon absorbe, après 24 heures de séjour dans l'eau, 80 p. 100 de son poids d'eau. Dans la race ridée, les grains d'amidon sont ronds, présentent 4 à 6 stries radiales et absorbent 120 p. 100 de leur poids d'eau. Or, chez les hybrides, les grains d'amidon sont de forme intermédiaire, ils ont 2 à 4 stries radiales et absorbent 100 p. 100 d'eau.

3° *Dominance incomplète*. — Dans les cas appartenant à cette catégorie, l'une des particularités des parents est dominante en

général, mais la particularité inverse se trouve souvent réalisée à un faible degré.

C'est ainsi que dans le croisement entre Européens à cheveux plats et Nègres à cheveux crépus, cette dernière particularité est dominante chez les mulâtres; cependant ceux-ci possèdent souvent une mèche de cheveux plats.

Les Poules hybrides provenant du croisement entre les races Poules brunes et Italienne (blanche) sont blanches, mais présentent presque toujours quelques plumes colorées.

Les Rats blancs et noirs, croisés avec la race sauvage, donnent des hybrides à robe de la couleur sauvage, mais la plupart présentent cependant une tache blanche sur la tête. Les Lapins de Hollande dont la moitié postérieure du corps est gris, jaune ou noire, la moitié antérieure blanche sauf le pourtour des yeux et des oreilles, lorsqu'on les croise avec une race de robe uniforme, donnent des hybrides qui, d'après HURST, sont uniformes, avec cependant, chez la plupart, une tache blanche derrière la tête.

Quand on croise des Bœufs noirs, sans cornes de Gallovey avec la race blanche Shorthorn à corne courte, les hybrides n'ont pas de cornes en général, mais 1 sur 20 ou sur 40 de ces animaux possède de petites cornes.

Les recherches de NILSON-EHLE (1909) ont montré que dans le croisement entre Blés à épis barbus et Blés à épis imberbes, les hétérozygotes sont généralement sans barbes, mais que celles-ci apparaissent parfois, courtes ou même assez longues.

De même, les hybrides résultant du croisement entre avoines à barbe blanche et avoines à barbe jaune sont jaunâtres, ou blancs, ou intermédiaires entre le blanc et le jaune.

4° *Dominance inconstante*. — Ce cas nous conduit à un troisième mode, celui dit de *dominance inconstante*, que l'on peut schématiser ainsi :

P	$A \times B$
F ₁	$A + B +$ tous les intermédiaires
F ₂	$A + B +$ tous les intermédiaires

Ce cas diffère du type maïs proprement dit par le fait que l'on trouve à la première génération des individus du type A, des individus du type B et des individus intermédiaires, tandis que dans le *type maïs* tous les individus sont intermédiaires.

De nombreux cas de dominance inconstante ont été observés dans les croisements de races de poules.

Ainsi PEARL et SURFACE (1910) ayant croisé des *Plymouth Rocks* (à crête simple) avec des *Cornish Game* (à crête en pois) obtinrent des hybrides dont quelques-uns avaient typiquement les crêtes de l'un et l'autre parent, mais dont la majorité présentaient tous les passages entre les deux formes de crête.

L'hyperdactylie des Poules Houdan, Dorking, etc., offre un cas analogue. Le croisement entre Poule à 4 doigts et race hyperdactyle donne des hybrides où l'hyperdactylie domine, mais de façon très inconstante ; il y a des individus à 4 doigts, d'autres en ayant 5, aux deux pattes ou à une patte seulement.

En croisant des Poules sans croupion avec une race normale, DAVENPORT a obtenu, soit tous les individus pourvus d'un croupion, soit la moitié des individus sans croupion, soit une majorité sans croupion (21) et quelques-uns (3) normaux.

La syndactylie, la présence de plumes aux pattes, sont des particularités suivant également ce mode d'hérédité.

Dans tous ces cas d'ailleurs, les caractères envisagés sont inconstants, même dans les races les plus pures et appartiennent à la catégorie des mutations dites infixables.

Croisement et patrimoines héréditaires

Tous ces faits montrent que, chez les hétérozygotes, les substances vivantes des deux parents interviennent, de façons très différentes suivant les cas, dans la réalisation des particularités morphologiques ou physiologiques de ces hybrides. Tantôt ce sont uniquement des particularités de l'un des parents qui apparaissent et tout se passe en apparence comme s'il n'y avait pas eu de croisement. Tantôt les deux substances héréditaires agissent conjointement, soit sur les mêmes parties (intermédiaires vrais : couleur rose de *Mirabilis jalapa*, grains d'amidon du Pois), soit sur des parties différentes : plumes bleues des Poules andalouses, hybrides tachetés, épis mixtes. Parfois enfin les deux substances vivantes agissent conjointement, mais aboutissent à des réalisations variables à la fois du type de l'un et de l'autre parent, et de types intermédiaires multiples.

Une telle variabilité dans les résultats n'a rien de surprenant, si l'on songe aux constitutions héréditaires, différentes à des degrés plus ou moins accentués, que le croisement met en présence.

Un fait demeure certain, c'est qu'il n'y a pour ainsi dire jamais fusion, combinaison intime des éléments physico-chimiques des deux gamètes. Même lorsque les hybrides sont intermédiaires, on voit en effet à la deuxième génération réapparaître des individus purs, homozygotes, appartenant aux types des deux parents.

On peut cependant se demander si les deux substances vivantes, non fusionnées, ont pu vivre ainsi côte à côte sans agir quelque peu l'une sur l'autre, sans qu'au moins certains de leurs éléments constitutifs se soient mélangés ou fusionnés. On peut en chercher la preuve dans l'étude approfondie des homozygotes qui apparaissent lors de la disjonction mendélienne. Ces homozygotes sont-ils bien identiques aux parents ou le fait que leur substance héréditaire a été, au cours de multiples divisions cellulaires, et parfois pendant un grand nombre de générations, en contact avec une autre, qui comme elle et en même temps qu'elle a dû vivre, assimiler, respirer, se multiplier, n'a-t-il pas pu introduire dans cette substance quelque modification que décèlerait la suite de la descendance ?

Pour répondre avec certitude à cette question, il serait indispensable de suivre pendant de très nombreuses générations, la descendance de ces homozygotes. Cela n'a été fait que rarement. J'ai suivi personnellement, pendant 50 générations, la descendance de Mouches à yeux rouges et à yeux blancs, homozygotes, issus du croisement rouge $\times$ blanc, sans observer aucune modification dans la descendance. De même, j'ai répété, avec des Mouches à yeux rouges provenant d'homozygotes issues du croisement entre Mouches à yeux rouges et Mouches à yeux panachés, les croisements les plus divers ; le résultat a été le même que s'il s'était agi de Mouches à yeux rouges sauvages. (Quelques anomalies se sont cependant produites sur lesquelles je reviendrai dans un travail ultérieur).

Un fait intéressant a été signalé par G. BELLAIR (2) à la suite de croisements effectués entre deux variétés de tabac : *Nicotiana sylvestris* et *Nicotiana tabacum*. Les hybrides de première géné-

ration sont du type *tabacum*, avec cependant une taille plus grande, un pouvoir florifère plus élevé et une fécondité plus réduite. A la deuxième génération, on obtient des Tabacs polymorphes et de fécondité très variable. Les graines de ces hybrides n'en redonnent pas moins *N. sylvestris* et *N. tabacum* avec tous leurs caractères. Or si on croise entre eux ces descendants en apparence purs, sortis d'un hybride dissocié, on a des résultats très différents de ceux fournis par le croisement des parents. Au lieu d'hybrides à dominance du type *N. tabacum*, on observe une série de types disparates, des Tabacs géants, des Tabacs nains, des plantes à fleurs blanches, d'autres à fleurs roses, à fleurs rouges, à fleurs striées, etc.

Quoi qu'il en soit, les faits de cet ordre restent exceptionnels, mais nous comprenons bien que de même que la dominance est complète, nulle ou inconstante suivant les natures des substances héréditaires mises en présence, de même le degré d'influence réciproque de ces deux substances pourra dépendre de leur degré d'affinité, de la parenté de leurs compositions chimiques et de leurs édifices structuraux.

J'ai raisonné jusqu'ici comme si, dans le croisement entre deux races, on ne mettait en présence que des individus différant par une seule particularité. De semblables cas sont en réalité exceptionnels ; la plupart du temps le croisement est fait entre individus différant par un grand nombre de propriétés morphologiques ou physiologiques.

Les règles mendéliennes continuent à être applicables à chaque particularité, ainsi que vont le montrer quelques exemples. Si on croise des Souris de robe gris sauvage uniforme, avec des Souris noires mais panachées de blanc, on constate que les hybrides de première génération sont tous gris sauvage et de robe uniforme. L'étude de la dissociation de ces hybrides, à la deuxième génération, est des plus intéressantes. On constate, en effet, l'apparition à cette génération de Souris grises uniformes, de Souris grises panachées, de Souris noires uniformes, de Souris noires panachées. De même, si on croise des Drosophiles à yeux rouges et à ailes longues avec des Mouches à yeux blancs et à ailes courtes, on obtient, outre des individus du type des deux parents, des Mouches à yeux rouges et ailes courtes et des mouches à yeux blancs

et ailes longues. Dans le croisement entre une variété de *Lychnis* à fleurs rouges et à feuilles poilues avec une variété à fleurs blanches et à feuilles lisses, on constate, à la deuxième génération, l'apparition d'individus caractérisés par les combinaisons : rouge-poilu ; rouge-lisse ; blanc-poilu ; blanc-lisse ; rose (*type maïs*)-poilu ; rose-lisse.

Toutes ces différentes catégories d'hybrides se trouvent d'ailleurs exister dans des proportions définies. Leur existence et leur nombre peuvent être expliquées de la façon suivante :

Reprenons l'exemple du croisement entre Souris grises uniformes et noires panachées et représentons par des lettres les différentes particularités en présence en appelant

A, la couleur sauvage (gris)
 B, le pelage uniforme
 a, la couleur noire
 b, le pelage panaché.

Le croisement des parents peut être représenté par le symbole

$$AB \times ab.$$

Les hybrides F₁ ont la constitution AaBb, mais A dominant a et B dominant b, ils sont, quant à l'apparence, du type gris uniforme.

Supposons que, lors de la formation des gamètes, les propriétés héréditaires conditionnant l'apparition des particularités A, B, a, b, se combinent entre elles de toutes les manières possibles, ces gamètes auront les constitutions AB, Ab, aB, et ab.

Lors de la fécondation, les gamètes mâles et femelles se rencontreront au hasard, si bien qu'il en résultera 16 combinaisons d'hybrides de deuxième génération.

Ces combinaisons peuvent être représentées par le tableau suivant :

♀	AB	aB	Ab	ab	(♂)
AB	ABAB	ABaB	ABAb	ABab	
aB	aBAB	(aBaB)	aBAb	(aBab)	
Ab	AbAB	Ab aB	AbAb	Abab	
ab	abAB	(ab aB)	abAb	abab	

Neuf combinaisons, renfermant au moins une fois les particularités dominantes A et B, correspondent à des animaux gris uniformes.

Aux trois combinaisons, renfermant A et *b*, appartiennent des animaux gris panachés.

Aux trois combinaisons, renfermant *a* et B, appartiennent des animaux noirs uniformes.

A l'unique combinaison ne renfermant que *a* et *b* correspondent des animaux noirs panachés.

L'expérience montre que l'on obtient bien 9 Souris grises uniformes, pour 3 grises panachées, 3 noires uniformes et 1 noire panachée.

Tout se passe donc comme si les propriétés héréditaires, conditionnant les quatre particularités différentes, jouissaient d'une indépendance réciproque telle que l'on puisse les faire passer isolément d'une race dans une autre, grâce à leur séparation dans les gamètes

Cette constatation est capitale : elle nous montre que, lors de la formation des gamètes chez les hybrides, *la dissociation mendélienne ne réside pas purement et simplement dans une séparation en bloc des patrimoines héréditaires accolés des deux parents, mais dans une séparation de certains éléments de ces deux patrimoines héréditaires, éléments dont l'existence se trouve ainsi incontestablement démontrée.*

Le patrimoine héréditaire n'est donc pas une masse de substance vivante, homogène, dont toutes les parties seraient en étroite corrélation les unes avec les autres. Ce patrimoine est, de toute évidence, formé de parties susceptibles d'être héritées isolément et, dans les croisements, d'entrer en combinaison, indépendamment les unes des autres. Quelle est la nature de ces unités du patrimoine héréditaire?

Les unités héréditaires

Au moment où les résultats expérimentaux amenaient les biologistes à se poser cette question, il était une théorie qui paraissait immédiatement susceptible d'en donner la solution, c'était la conception des *déterminants* de WEISMANN. Il ne pouvait pas y

avoir en effet de confirmation plus éclatante, au moins en apparence, de cette conception théorique. Montrer que l'œuf n'est pas, au point de vue héréditaire, une unité formée par la combinaison de substances physico-chimiques intimement liées, mais un agrégat de constituants pouvant être séparés les uns des autres ; montrer que ces constituants correspondent à certains caractères ou groupes de caractères susceptibles d'être hérités indépendamment, c'était plus qu'il n'en fallait pour permettre d'identifier ces constituants avec les particules matérielles qui sont à la base de l'hypothèse de WEISMANN. Aussi nombre d'auteurs, adoptant entièrement l'hypothèse weismannienne, ramenèrent-ils les phénomènes de mendélisme à un chassé-croisé de déterminants, c'est-à-dire de ces particules vivantes, décomposables en biophores, qui, par leur groupement en ides, puis en chromosomes, représenteraient les supports de l'hérédité.

Le mot de déterminant est parfois employé dans un sens différent. CUÉNOT ⁽¹⁾, par exemple, définit ainsi le déterminant : « On peut concevoir que c'est une substance chimique particulière, renfermée dans les cellules sexuelles, qui détermine, à travers les innombrables divisions et réactions cellulaires, une certaine constitution intime des cellules de la peau, du système nerveux, du tube digestif, etc., se traduisant parfois par des caractères visibles ; ainsi les déterminants des quatre premières catégories (chez la Souris) correspondent peut-être à la présence, dans les cellules de l'épiderme et de l'œil, de chromogènes dont la coopération produit des pigments variés, mais il est impossible de savoir en quoi ils affectent les cellules des reins ou du foie, car les modifications non visibles en rapport avec un changement de déterminants échappent à nos moyens d'investigation. »

D'autres auteurs remplacent le mot déterminant par d'autres expressions, *unités héréditaires*, *gènes*, *facteurs*, qui ont l'avantage de ne comporter aucune définition prématurée de la nature de ces constituants du patrimoine héréditaire. Si on est amené à constater expérimentalement qu'une particularité n'est réalisée que si l'œuf contient un certain constituant, un certain gène, on dit que tous les individus, ayant ce « gène » dans leur patrimoine héréditaire, appartiennent au même *génotype*, sans chercher à

(1) CUÉNOT, *La genèse des espèces animales*. F. Alcan, édit., p. 116.

savoir exactement en quoi consiste réellement le gène en question.

Le mot « facteur » n'est pas employé, ainsi que tendrait à le faire penser sa signification étymologique, dans le sens de cause déterminante de la particularité correspondante. Le mot facteur est pris dans son acception algébrique. L'analyse mendélienne décompose un mécanisme héréditaire en une série de facteurs, dont le nombre dérive directement des constatations expérimentales. Ce terme facteur pourrait être remplacé aussi bien par celui de condition. On met en évidence une série de conditions ou facteurs, que ceux-ci soient germinaux, démontrés par l'analyse mendélienne, ou au contraire des facteurs externes intervenant au cours de l'ontogenèse. Cette notion de facteurs, ainsi comprise, nous éloigne de la conception de particules représentatives. Un facteur pourra être une substance chimique du germe, une diastase autocatalytique (HAGEDOORN), un rapport entre deux autres facteurs germinaux, une condition du milieu. Il n'est pas, comme le déterminant de WEISMANN, une simple création de l'esprit, mais a la signification d'une représentation symbolique d'une donnée expérimentale.

Nous avons vu, en étudiant le croisement entre Souris noire panachée et Souris grise uniforme, comment les résultats de ce croisement conduisaient à la notion d'unités héréditaires. En multipliant les croisements, on arrive à déceler l'existence dans un organisme de toute une série de ces unités. Ainsi la Souris grise ne doit pas sa couleur à une seule unité héréditaire, mais à plusieurs unités qui peuvent être héritées indépendamment les unes des autres. Toutes les souris pigmentées, grises, noires, jaunes, etc., possèdent une certaine unité, désignée dans la nomenclature de GUÉNOT par la lettre C, et qui conditionne la réalisation des différents pigments. Si cette unité C vient à manquer, la souris est dépourvue de pigments, mais on voit immédiatement qu'il peut exister des albinos de race grise, noire ou jaune.

L'analyse mendélienne a de même conduit MORGAN (40) à cette conclusion que l'œil rouge de *Drosophila ampelophila* sauvage n'est pas conditionné par une unité héréditaire, mais par plusieurs, chacune de celles-ci déterminant l'apparition d'autant de pigments dont le mélange donne l'œil rouge. Le plus remarquable, et ce qui prouve bien la réalité de cette interprétation,

c'est que MORGAN a pu obtenir autant de races, caractérisées précisément par les couleurs correspondantes de l'œil.

Si l'on appelle, avec l'auteur, C l'unité qui détermine l'apparition du pigment quel qu'il soit et dont l'absence détermine l'état albinos, O l'unité déterminant la couleur orange de l'œil, P celle qui conditionne la couleur rose et V celle déterminant la couleur vermillon, on est amené à la conclusion que l'œil rouge sauvage est dû à la présence dans le germe des unités VPOC. Les Mouches à œil rose possèdent les unités POC, les Mouches à œil vermillon les unités VOC et les Mouches à yeux oranges les unités OC. Si C manque, on obtient, en partant de ces différentes races, des albinos de rouge, de vermillon ou de rose. L'existence de lignées pures à œil vermillon, rose, blanc et l'étude des croisements de toutes ces races entre elles et avec la forme rouge sauvage confirment pleinement les conclusions relatives à l'existence de ces différentes unités héréditaires.

Par contre, l'existence des facteurs héréditaires n'est pas toujours rendue aussi tangible. Dans un croisement entre Avoine à balle noire et Avoine à balle blanche, NILSON EHLE constata qu'à la première génération tous les hybrides étaient noirs, tandis qu'en F₂, il trouva 630 individus noirs pour 40 blancs, soit 15 p. 1. Cette proportion n'est pas explicable si l'on admet l'existence de deux facteurs seulement, l'un conditionnant le noir, l'autre conditionnant le blanc. On devrait, en effet, trouver dans ce cas une proportion de 3 noirs (couleur dominante) pour 1 blanc et non de 15 pour 1.

Cette difficulté peut cependant être résolue, si, à l'exemple de NILSON EHLE, on suppose que la couleur noire est conditionnée non plus par un, mais simultanément ou indépendamment par deux facteurs héréditaires, A et B, et que le blanc est dû à l'absence ou à un état différent de ces facteurs, *a* et *b*. Le croisement pourrait être alors représenté par le schéma suivant :

$$\begin{array}{rcl}
 \text{P} & & \text{AB (noir)} \times \text{ab (blanc)} \\
 & & \downarrow \\
 \text{F}_1 & & \text{ABab (noirs)} \\
 & & \downarrow \\
 \text{F}_2 & & \underbrace{9\text{AB} + 3\text{aB}}_{15 \text{ noirs}} + \underbrace{3\text{Ab} + 1\text{ab}}_{1 \text{ blanc}}
 \end{array}$$

Cette hypothèse se trouve confirmée par l'examen de la troisième génération. Les gamètes des individus de première génération ont, en effet, les constitutions AB, Ab, Ba ou ab. Les croisements possibles et les résultats théoriques sont dès lors les suivants :

Groissements	2 ^e génération	3 ^e génération
AB $\times$ AB	AABB (noirs)	noirs constants
AB $\times$ aB	AaBB (noirs)	noirs constants
AB $\times$ Ab	AAbB (noirs)	noirs constants
AB $\times$ ab	AaBb (noirs)	15 noirs : 1 blanc
Ab $\times$ AB	AABb (noirs)	noirs constants
Ab $\times$ Ab	AAbb (noirs)	noirs constants
Ab $\times$ aB	AaBb (noirs)	15 noirs : 1 blanc
Ab $\times$ ab	Aabb (noirs)	3 noirs : 1 blanc
aB $\times$ AB	AaBB (noirs)	noirs constants
aB $\times$ Ab	AaBb (noirs)	15 noirs : 1 blanc
aB $\times$ aB	aaBB (noirs)	noirs constants
aB $\times$ ab	aaBb (noirs)	3 noirs : 1 blanc
ab $\times$ AB	AaBb (noirs)	15 noirs : 1 blanc
ab $\times$ Ab	Aabb (noirs)	3 noirs : 1 blanc
ab $\times$ aB	aaBb (noirs)	3 noirs : 1 blanc
ab $\times$ ab	aabb (blancs)	blancs constants

Or, l'examen de la troisième génération montre que l'on obtient en effet 7 noirs constants, pour 4 fois le rapport 15 noirs : 1 blanc, 4 fois le rapport 3 noirs : 1 blanc et enfin 1 blanc pur. Le résultat expérimental est entièrement conforme au résultat théorique prévu et confirme par conséquent l'hypothèse formulée.

C'est de cette manière que l'on a été conduit, dans certains cas, à admettre l'existence de 3, 4 facteurs ou plus, concourant à la production d'une même particularité et appelés *facteurs homologues*.

Les raisons, qui militent en faveur de l'existence de semblables facteurs, sont cependant moins péremptoires que celles que nous avons vu invoquer, en ce qui concerne les unités héréditaires de l'œil des Drosophiles ou de la robe des souris. Dans ces cas, en effet, on a obtenu des races caractérisées précisément par les cou-

leurs correspondant aux différentes unités héréditaires admises. L'existence des facteurs homologues n'a, par contre, d'autre raison d'être que la nécessité de faire rentrer dans le cadre mendélien des résultats numériques qu'un seul couple de facteurs ne suffirait pas à expliquer. Ce qui souligne bien le caractère un peu artificiel de cette façon de procéder, c'est que, raisonnant sur un même cas, des auteurs ont pu en fournir chacun une explication différente, en partant d'hypothèses dissemblables sur le nombre et la répartition des facteurs génétiques. Il y a là une porte ouverte à un abus facile à commettre, car il est évident qu'en inventant le nombre de facteurs nécessaires, on peut arriver à tout expliquer par la théorie mendélienne et même, comme l'a essayé A. LANG, à faire rentrer dans le domaine de l'hérédité alternative des cas d'hérédité constamment intermédiaire, celui des mulâtres par exemple.

Parfois, même en imaginant des combinaisons compliquées de facteurs, on se heurte néanmoins à des résultats dont la théorie ne peut rendre compte. Cependant les biologistes les plus convaincus de l'universalité des lois mendéliennes n'hésitent pas alors à compliquer l'échafaudage des facteurs génétiques par des hypothèses accessoires (facteurs d'arrêt, facteurs d'excitation, facteurs exerçant les uns sur les autres une sorte de dominance ou épistase). Il est certain que ce sont là des essais d'explication intéressants, mais auxquels il serait imprudent d'attribuer une valeur définitive.

Le support anatomique de l'hérédité

Quelle que soit la nature exacte des facteurs ou unités héréditaires, on s'est préoccupé de savoir dans quelle partie du germe, de la cellule initiale, se trouvent ces constituants du patrimoine héréditaire. Pour tout un ensemble de raisons, on a été conduit à les localiser dans ces parties chromatiques du noyau, qui se présentent, au moment de la division caryocinétique, sous la forme de chromosomes. A vrai dire, il n'a été fourni aucune démonstration de l'existence d'une semblable localisation; celle-ci paraît cependant vraisemblable lorsqu'on prend en considération les constatations suivantes.

Le spermatozoïde qui apporte, lors de la fécondation, le patrimoine héréditaire paternel ne renferme qu'une infime quantité de cytoplasme, mais possède un noyau qui est sensiblement équivalent à celui de l'ovule. Ce sont les parties chromatiques de ces noyaux des gamètes que l'on voit se joindre, puis se séparer, d'une façon symétrique, au cours des divisions successives. La régularité des figures caryocinétiques évoque la régularité de la répartition des constituants du patrimoine héréditaire parmi les différents gamètes.

Les études modernes sur le déterminisme du sexe renforcent encore l'hypothèse d'une localisation du patrimoine héréditaire dans les chromosomes. On peut, en effet, considérer comme établi que le sexe est déjà déterminé au moment de la fécondation. Cette affirmation est basée sur tout un ensemble de faits; on a notamment pu constater l'existence d'une relation certaine entre la constitution chromatique des gamètes et le sexe de l'individu issu de leur conjugaison.

Chez certains organismes, en effet, les cellules somatiques des femelles ont un nombre de chromosomes pair ($2N$), tandis que les mâles ont un chromosome de moins ($2N-1$). Ces nombres se trouvent dans les cellules mères des gamètes, ovogonies ou spermatogonies. Mais, par suite des divisions cellulaires aboutissant à la formation des gamètes, les ovules ont chacun la moitié du nombre des chromosomes somatiques (N), tandis que la division des $2N-1$ chromosomes mâles aboutit à des spermatozoïdes dont les uns ont N et les autres $N-1$ chromosomes. Il y a donc une moitié des spermatozoïdes qui ont un chromosome de plus que l'autre moitié. La conjugaison d'un ovule N avec un spermatozoïde N aboutit à un œuf ayant $2N$ chromosomes, qui donnera un individu dont toutes les cellules auront $2N$ chromosomes, c'est-à-dire un individu femelle. La fécondation d'un ovule N par un spermatozoïde $N-1$ produit un œuf possédant, ainsi que toutes les cellules qui en dérivent, $2N-1$ chromosomes, c'est-à-dire aboutissant à un individu de sexe mâle.

Dans d'autres cas, les gamètes ont tous le même nombre de chromosomes, mais la moitié des spermatozoïdes renferme un chromosome plus petit dont la présence est liée à la réalisation du sexe mâle.

De très intéressantes recherches de MORGAN ont de plus montré

l'existence, chez *Drosophila ampelophila* où de semblables différences chromatiques sexuelles ont été constatées, de particularités liées à un sexe, au point de vue héréditaire (*heredity sex limited*). Si l'on admet que les faits relatés plus haut démontrent que le sexe est déterminé par des différences dans la constitution du noyau, on peut en conclure que les facteurs génétiques, liés au sexe, se trouvent vraisemblablement localisés, eux aussi, dans les parties chromatiques du noyau. Il y a là un argument de plus en faveur de cette localisation.

Rien ne permet cependant d'affirmer actuellement que le cytoplasme de l'œuf et des cellules soit purement trophique et ne participe en rien à la transmission et au conditionnement des particularités héréditaires. Peut-être à côté d'une hérédité chromosomique existe-t-il une hérédité cytoplasmique dont le mode de transmission pourrait être différent du mode mendélien ? Il ne faut pas oublier, en effet, que les lois mendéliennes sont valables pour des cas d'hybridation c'est-à-dire de croisements entre races, entre lignées où l'on met en présence des particularités et par suite des patrimoines héréditaires, souvent très différents. Lorsqu'au contraire on envisage des croisements entre individus de même lignée, il y a bien, entre les parents, tout un ensemble de particularités communes, mais il existe aussi certaines différences individuelles que l'on ne distingue qu'à un examen approfondi et qui sont souvent héréditaires.

Tous les enfants de la race humaine européenne ont des caractères de race communs, mais on sait qu'il y a des particularités familiales héréditaires qui ne paraissent pas suivre les lois mendéliennes. Sans doute, en imaginant, souvent de façon très arbitraire, des édifices compliqués de facteurs génétiques, on a pu ramener, au moins en apparence, à des cas de mendélisme, l'hérédité de la couleur des cheveux, ou des yeux, celle de certaines maladies. Mais il n'en est pas de même, lorsqu'on s'attache à ces différences souvent minimes dans les traits du visage, la forme de la bouche, du nez, des oreilles, l'arc des sourcils, la forme de la paupière, celle du menton, l'existence de fossettes, etc..., différences individuelles que nous savons voir dans le cas particulier, grâce à la grande attention que nous apportons à les considérer, et dans lesquelles nous savons retrouver des mélanges ou des prédominances parfois passagères des particularités caractéristiques du

visage des parents ou des grands-parents. Il y a là tout un côté fort intéressant de l'étude de l'hérédité qui ne paraît nullement être justifiable des lois mendéliennes et qui suffit à nous montrer que, si importantes soient-elles, celles-ci ne sauraient absorber actuellement la science toute entière de l'hérédité.

VI

APPRÉCIATION PERSONNELLE SUR LES BASES ACTUELLES DE LA SCIENCE DE L'ÉVOLUTION

L'étude critique des conceptions générales émises par tant d'éminents naturalistes montre trop la vanité de leurs tentatives d'explication universelle de l'évolution des êtres vivants pour qu'un essai de cet ordre, même basé sur l'ensemble des faits actuellement connus, n'apparaisse pas comme une œuvre prématurée. Il est d'une utilité plus certaine de rapprocher, après l'analyse à laquelle je me suis livré jusqu'à présent, tout ce que l'on peut considérer comme définitivement acquis aujourd'hui parmi les idées et les faits connus en matière d'évolution. Mon but est ainsi de mettre en lumière les bases solides sur lesquelles doivent être assises les recherches expérimentales correctes ou les hypothèses fécondes, au détriment des conceptions inexactes qui retardent nécessairement le progrès de la biologie générale.

I. La structure de l'œuf et le patrimoine héréditaire. — Pour tous les organismes se reproduisant par voie sexuée, variation héréditaire équivaut à variation germinale, c'est-à-dire à une variation du patrimoine héréditaire. Ce patrimoine héréditaire présent dans l'œuf et qui conditionne, pour une part considérable, les propriétés morphologiques ou physiologiques de l'organisme futur, on peut se le représenter de deux façons différentes.

Une première conception part de ce point de vue que, au moins actuellement, la matière vivante germinale est inaccessible à notre analyse, toute tentative pour la morceler ne pouvant aboutir.

tir qu'à des coupures arbitraires, du genre des particules représentatives de WEISMANN. Il serait donc convenable d'envisager cette matière vivante en bloc, de la considérer comme une et indivisible et de faire dépendre toutes les propriétés inscrites au patrimoine héréditaire, de la constitution physico-chimique de la substance vivante de la cellule initiale. Les variations héréditaires seraient la résultante de variations dans la constitution physico-chimique de l'œuf. Ce langage global a incontestablement l'avantage de ne pas formuler d'hypothèses relatives à la structure de l'œuf. Il suppose, par contre, une unité fondamentale de cet œuf, telle qu'aucune de ses parties ne puisse subir une modification, sans que cette modification retentisse sur tout l'ensemble. Les constituants physico-chimiques du zygote formeraient, par leur réunion, par leurs relations réciproques, un ensemble, indissociable dans son activité morphogène, la substance vivante initiale de l'organisme.

Nous sommes actuellement certains que ce point de vue est inexact. Les expériences d'hybridation ont, en effet, montré que dans une cellule œuf, il existe, au point de vue héréditaire, des parties indépendantes ou du moins des parties dont les relations avec les autres constituants ne sont pas telles qu'elles ne puissent en être détachées. La preuve en est dans le résultat du croisement de deux races différant par au moins deux couples de particularités héréditaires. Si l'on représente ces particularités par des lettres telles que A et B pour une race, *a* et *b* pour une autre, tout se comporte, après croisement, comme si la condition *b* passait de la race *a* dans la race A et comme si la condition B passait de la race A dans la race *a*. Les quatre constituants A et B, *a* et *b* se trouvent indiscutablement séparés dans les gamètes et sont susceptibles d'être hérités indépendamment les uns des autres. Ceci est une donnée expérimentale qu'il faut tenir pour certaine. Les expériences, lorsqu'on les pousse assez loin, montrent l'existence de très nombreux constituants de cet ordre dans la cellule initiale de chaque organisme, et encore n'en connaissons-nous sans doute dans chaque cas qu'une infime partie. Selon la comparaison faite par CUÉNOT, la répartition des constituants héréditaires, lors des croisements, est comparable au travail que ferait, par exemple, un ouvrier chargé de former, en puisant au hasard dans 8 sacs de jetons de couleurs différentes, des groupes

de 4 jetons devant constituer autant de parts individuelles. Sans doute il y a des cas où certains constituants sont couplés de telle façon qu'ils passent toujours ensemble dans les gamètes, mais ceci prouve simplement qu'à côté des constituants héréditaires indépendants, il y a des groupes de constituants jouissant à leur tour de cette indépendance.

Nous pouvons donc formuler cette première proposition. *L'œuf est, au point de vue héréditaire, constitué pour une part au moins par des éléments susceptibles d'être répartis indépendamment les uns des autres dans les gamètes et d'entrer en combinaison, les uns avec les autres, d'une façon quelconque, au hasard des croisements effectués entre gamètes.* Le patrimoine héréditaire ne paraît pas être le résultat d'une constitution physico-chimique de l'œuf ayant une unité réelle, mais est plutôt conditionné par le groupement des unités héréditaires qui entrent dans sa constitution. Il est essentiel de se souvenir que ces unités diffèrent profondément des déterminants de WEISMANN : ceux-ci étaient de simples vues de l'esprit, sans aucune base positive, celles-là ont leur existence démontrée par l'expérience ; leur nombre dérive directement des résultats obtenus. Elles ne sont qu'une façon d'exprimer des faits incontestables.

Une controverse reste cependant ouverte au sujet de la valeur relative de ces unités dont tous les auteurs ont été forcés de reconnaître l'existence, qu'ils les appellent déterminants comme CUÉNOT ou les comparent à des microbes ainsi que l'a fait F. LE DANTEC. Pour ce dernier auteur, en effet, ces unités n'existeraient que pour certaines particularités secondaires, l'organisme dans son ensemble étant conditionné par la composition physico-chimique de l'œuf. « Je vois bien, écrivait F. LE DANTEC ⁽¹⁾, dans un article de polémique, qu'une Souris a un déterminant de pelage blanc, je veux bien qu'elle ait encore, si vous voulez, deux, trois, sept autres caractères superposés comme des vêtements, à l'ensemble de son organisation ; mais à côté des déterminants surajoutés, à côté de ces déterminants de diathèse qui peuvent manquer sans que l'animal en souffre, il y a un gros déterminant beaucoup plus important, c'est l'œuf de Souris, qui produit la Souris. Au cirque, quand l'homme aux trente-six gilets avait retiré

⁽¹⁾ *Biologica*, 1911, p. 161.

son trente-sixième gilet aux yeux du public ébahi, il restait tout de même un homme. Les variations étudiées par les biologistes mendéliens seraient comparables aux transformations résultant des changements de gilets. Une fois tous ces gilets enlevés, il reste l'animal coordonné, déterminé par la constitution physico-chimique de l'œuf qui, elle, ne serait pas réductible en déterminants ».

Si cette conception était exacte, il en résulterait que le mendélisme ne correspondrait qu'à une partie très accessoire des phénomènes héréditaires. Sans doute, lorsqu'il ne s'agit que de variations de pigmentation, de distribution de couleurs, de caractères ornementaux, on pourrait à la rigueur penser qu'il s'agit de phénomènes régis par des déterminants symbiotiques, quoiqu'on ne comprenne guère comment l'œuf pourrait, tout en gardant son unité de constitution, héberger de si nombreux déterminants. Mais il y a plus, ces déterminants ou unités dont l'expérience démontre l'existence deviennent chaque jour plus nombreux à mesure que l'on pousse plus loin les investigations expérimentales. Il en est qui conditionnent des caractères de forme, de taille, de fécondité ; certains déterminent, dans les graines, des teneurs différentes en sucre, en amidon, en eau, etc., c'est-à-dire modifient tout l'ensemble du métabolisme du végétal. Certaines mutations des *Drosophiles*, conditionnées par des unités héréditaires spéciales, portent non seulement sur les ailes qui sont réduites à de simples moignons, mais entraînent une modification profonde de la vitalité et de la fécondité de ces animaux qui peuvent à peine être conservés à force de soins.

Quand on a établi pour une Mouche une liste de facteurs correspondant aux dimensions, à la forme des ailes, à leur existence, à celle des balanciers, à la pigmentation des yeux et à la distribution de cette pigmentation, à la forme et à la couleur des bandes de l'abdomen, au sexe des individus, à la fécondité, etc..., et que l'on constate que l'absence de certaines de ces unités entraîne une déchéance très profonde de l'organisme, peut-on vraiment continuer à penser que ces facteurs ne correspondent qu'à des parties surajoutées et accessoires ! Lorsqu'on parcourt la liste des particularités les plus diverses qui suivent, ainsi que cela a été constaté, les règles de l'hérédité mendélienne, on se demande ce qu'il pourrait bien résulter d'un organisme auquel on aurait

retiré tous les facteurs correspondant à ces particularités.

Cela ne veut pas dire, par contre, que la substance initiale d'un organisme soit un simple agrégat, une simple mosaïque de facteurs. Une Souris noire et un Rat noir pourront avoir un nombre considérable de facteurs analogues, conditionnant des particularités semblables dans les deux espèces considérées. Il n'en demeure pas moins que l'œuf de l'une donne une Souris et l'œuf de l'autre un Rat et cela tient très vraisemblablement à ce que la substance de chacun de ces œufs possède une architecture propre, un mode de groupement particulier des éléments constitutifs de leurs unités héréditaires.

II. La nature des unités héréditaires. — Nous quittons le domaine positif pour entrer dans celui de l'hypothèse dès que nous cherchons à pénétrer la nature de ces unités héréditaires. Il est cependant utile de se demander quelle est la constitution la plus vraisemblable que nous puissions leur attribuer.

L'idée en apparence la plus simple est que ces unités héréditaires ne sont autre chose que certains composés chimiques. La comparaison entre animaux pigmentés et animaux albinos, par exemple, fait immédiatement penser à l'existence de chromogènes, susceptibles d'être ou non transformés en pigments, suivant qu'existe ou non une diastase correspondante (oxydase). Cette interprétation se montre cependant inadéquate. Il faut en effet songer que, chez les animaux à robe panachée, il existe des cellules qui contiennent ce qu'il faut pour produire du pigment, tandis que d'autres manquent de la condition nécessaire. Or l'une et l'autre dérivent du même œuf qui aurait dû à la fois contenir et ne pas contenir la diastase, ce qui ne pourrait, en tout cas, s'expliquer qu'en admettant l'existence dans cet œuf de territoires différents et séparés. L'œil panaché des *Drosophiles* à yeux « barred » est formé d'ommatidies pigmentées et d'ommatidies non pigmentées. Sans doute la bande colorée peut varier de forme et de dimensions, mais son siège reste médian. Ceci ne peut être expliqué par une simple question de chimie. Il y a sans doute présence et absence de quelque substance, mais celle-ci reste localisée à certaines lignées cellulaires. Une substance chimique transformant le chromogène en pigment devrait circuler dans le milieu intérieur ; l'élaboration du pigment demeure cependant l'appanage de

certaines cellules. On a pu saigner un animal albinos et lui injecter le sang d'un animal de même espèce, mais de race colorée, sans introduire dans le sujet aucune modification de son albinisme. Des ovaires d'animal albinos ou pigmenté, greffés sur une femelle à robe d'une autre couleur, ont donné une descendance que le porte-greffe n'avait nullement modifiée au point de vue considéré, ainsi que le montrent les expériences de CASTLE et de PHILLIPS sur des Cobayes.

Tout ceci nous montre que les unités héréditaires ne sont pas de simples substances chimiques, capables de sortir des cellules et de se répandre dans le milieu intérieur, mais que leur activité s'exerce à une échelle différente. Elles peuvent non seulement conditionner la production, ou la non production de certaines substances chimiques, mais aussi assurer la distribution de ces processus entre les diverses lignées cellulaires au cours de l'ontogénèse. Ce qui contribue encore à nous empêcher d'identifier les unités héréditaires à de simples substances chimiques, c'est qu'on ne comprendrait pas par quelle opération ces substances chimiques passeraient au cours des divisions germinales dans certains gamètes, et non dans d'autres.

Si les unités héréditaires ne sont pas identifiables à de simples substances chimiques, rien ne nous permet non plus d'en faire ces particules vivantes, se multipliant, se divisant à la façon de plastides minuscules, sortant du noyau à leur gré, que sont les déterminants de WEISMANN. L'idée qui est à la base de cette conception est en partie juste, la conception elle-même est certainement fausse.

Pour se faire une représentation aussi exacte que possible de ce que peuvent être les unités héréditaires, il faut, à mon avis, tenir essentiellement compte de ce que nous savons de la constitution physico-chimique et de la structure de la substance vivante. Celle-ci n'est pas une substance chimique banale; mais possède une architecture colloïdale très complexe, constituée elle-même par la réunion d'un nombre immense d'édifices colloïdaux, variables par leur constitution chimique, l'orientation stéréochimique de leurs éléments, pouvant avoir des affinités, des liaisons multiples les uns avec les autres.

La seule considération des albumines et des innombrables modes de groupement moléculaire de leurs principaux noyaux

ou constituants permet déjà de comprendre qu'il existe autant d'albumines que d'espèces animales ou végétales et que chaque tissu possède lui aussi des albumines caractéristiques que certaines réactions permettent de mettre en évidence. Avec les constituants des albuminoïdes, on peut en effet imaginer des milliards de combinaisons, différant par la nature, la proportion, la place stéréochimique des constituants —, autant et plus qu'il n'en est nécessaire pour répondre à toutes les constitutions spécifiques dont témoigne la nature organisée.

Qu'on suppose l'existence d'une substance albuminoïde excessivement simple formée par seulement 3 acides amidés A, B et C, entrant en proportions égales dans sa constitution, on aura, d'après le mode de groupement stéréochimique de ces 3 éléments, 6 formes différentes ABC, ACB, BCA, CAB, CBA. Avec 4 acides, on aura 24 combinaisons possibles, avec 5 acides, 120 ; 15 acides amidés donnent 1.307.674.368.000 combinaisons différentes et, avec 20 éléments constituants, on peut obtenir 2.432.902.008.176.640.000 structures isomères qui se laissent distinguer par la place qu'occupe chaque élément dans l'édifice.

Qu'à ces albuminoïdes proprement dits, on ajoute toutes les combinaisons des nucléoprotéides, ou autres constituants du protoplasme ; que l'on se souvienne que ces molécules complexes sont elles-mêmes réunies en édifices colloïdaux susceptibles de variétés indéfinies et l'on comprendra que la seule considération de cette structure physico-chimique de la matière vivante suffit à nous rendre saisissable dans ses grandes lignes la nature des unités héréditaires.

La caractéristique d'une cellule germinale ou somatique réside, en définitive, dans la composition de ses édifices colloïdaux : ce sont la nature, la constitution, l'arrangement de ces structures, leurs proportions réciproques, leurs relations qui, dans le germe, m'apparaissent comme réalisant ce que l'on désigne sous le nom d'unités héréditaires. L'absence ou la présence d'une particularité héréditaire pourraient être conditionnées aussi bien par l'absence ou la présence dans le germe d'un édifice colloïdal, ayant une certaine composition, que par l'existence de deux édifices différents en quelque degré ou par un changement dans le rapport entre deux ou plusieurs groupes de constituants. Un rapport donné entre deux groupes d'architectures moléculaires ou colloï-

dales pourra conditionner, à un moment donné de l'ontogenèse, une orientation particulière de la matière vivante, qui à son tour déterminera une séparation des constituants entre deux lignées cellulaires. C'est par le déroulement progressif des conditions physico-chimiques potentiellement renfermées dans le patrimoine héréditaire, par le jeu réciproque des différentes structures et de leurs constituants chimiques, qu'en partant d'une différence germinale en apparence infime le développement ontogénique peut aboutir à des êtres présentant des différences morphologiques considérables.

Une variation héréditaire m'apparaît, en définitive, comme liée à un changement d'état physique ou de nature chimique, ou d'arrangement colloïdal ou de répartition numérique des édifices constitutifs de la cellule ou simultanément de deux ou plusieurs de ces facteurs. Ce sont ces particularités, réalisées à l'échelle des édifices cellulaires, qui conditionnent, au cours de l'ontogenèse, toute la série des phénomènes d'où résultent les variations accessibles à notre investigation, celles que nous appelons morphologiques ou physiologiques.

Comme corollaire, *nous chercherons l'origine des variations, non dans un changement général de la constitution physico-chimique, mais, au moins pour un très grand nombre de cas, dans un changement survenu dans les unités héréditaires de la cellule initiale.* En ce sens les hybrides sont des variations par rapport à l'une des races parentes prise comme terme de comparaison.

III. Les facteurs externes et la variation. — Si l'on peut établir l'existence d'unités héréditaires, conditionnant la réalisation chez l'individu de telles ou telles particularités morphologiques ou physiologiques, il ne s'en suit pas que cette réalisation soit fatale. Au cours de l'ontogenèse, cette réalisation dépend nécessairement de la constitution héréditaire de l'œuf, mais non moins nécessairement de toutes les conditions du milieu. Par cette expression, conditions du milieu, il faut entendre non seulement tout l'ensemble des facteurs extérieurs à l'organisme, mais l'influence qu'exercent sur une partie de cet organisme en voie de développement les variations qui pourraient survenir dans les autres parties. Plus exactement, la réalisation des particularités

étant effectuée à l'échelle cellulaire, une lignée cellulaire devant aboutir, par hérédité, à la formation d'une partie ayant une certaine structure pourra, sous l'influence de conditions nouvelles du milieu, aboutir à une structure différente. L'existence de telles variations au cours de l'ontogénèse sous l'influence du milieu a été démontrée par d'innombrables observations ou expériences.

Ces variations introduites dans la constitution des cellules du corps de l'individu, sous l'influence des conditions de culture ou d'élevage, sont assez profondes pour être maintenues presque indéfiniment dans les lignées cellulaires qui en proviennent. C'est ce que démontre la constance des variétés, propagées par division simple, bouture ou greffe. La lignée des cellules cancéreuses conserve indéfiniment ses particularités nouvelles, même si elle est successivement greffée sur un grand nombre d'individus, comme cela a été le cas pour le cancer des Souris. Il y a donc en un sens pour ces cellules somatiques de véritables *variations héréditaires acquises* à la suite de modifications des conditions d'existence.

L'origine des variations germinales. — Tandis que les différentes lignées cellulaires somatiques sont très modifiables sous l'influence des conditions extérieures et peuvent ainsi acquérir des particularités nouvelles, la lignée germinale, considérée à travers les individus successifs, paraît être beaucoup plus stable et beaucoup moins influençable par les conditions externes. Lorsqu'en effet, on élimine, après vérifications expérimentales, les variations non héréditaires, c'est-à-dire purement individuelles, on constate que les variations héréditaires survenant dans une lignée d'organismes sont souvent d'une extrême rareté. Le patrimoine héréditaire se maintient en effet très uniforme pendant des séries nombreuses de générations. Cette stabilité peut être parfois masquée ou apparemment modifiée par des variations somatiques surajoutées, mais l'étude expérimentale montre la réelle constance du patrimoine héréditaire. L'isolement des différents génotypes au sein d'une population donnant une impression de variabilité continue est une preuve bien nette de cette stabilité. Les différents génotypes peuvent, en effet, confluer ou empiéter les uns sur les autres par leurs somations, mais les caractéristiques héréditaires de ces différentes lignées demeurent constantes.

Il survient cependant de temps à autre des variations hérédi-

taires, mais presque toutes celles dont on a pu constater la naissance ou occasionner l'apparition se présentent sous une forme spéciale. Ce ne sont pas de ces petites variations allant en s'accroissant de génération en génération qu'invoquait DARWIN, mais des mutations apparaissant brusquement chez un petit nombre d'individus. Que l'on se rappelle la plupart des expériences, citées par les partisans de l'hérédité des caractères acquis, on n'y trouvera pas une lente accumulation de variations successives, dans un sens donné, sous l'influence de l'action du milieu, mais on y verra apparaître, sous l'influence de cette action et jamais chez la totalité des individus, des variations ayant d'emblée ou à peu près leur amplitude maxima. C'est le cas des variations observées chez les Papillons sous l'influence des changements de température, chez les Cobayes, sous l'influence des rayons X, dans la transformation du *L. corni* en *L. robinia-rum*, etc.. Ces variations héréditaires rappellent le mode d'apparition de celles qui ont été décrites par DE VRIES pour les Œnothères et surtout de celles beaucoup plus nettes que MORGAN a vu survenir dans ses élevages de *Drosophila ampelophila*.

D'ailleurs, il n'y a pas de différence essentielle entre ce qu'on appelle variation brusque et variation lente. Une suite orthogénétique de variations, dite continue, n'est après tout qu'une série de variations brusques, chaque individu étant un mutant par rapport à l'individu précédent de la série. Il n'y a pas, d'autre part, d'intérêt à réserver le terme de mutation aux variations caractérisées par une grande amplitude, car l'amplitude de la modification morphologique ou physiologique ne traduit nullement une amplitude correspondante de la variation germinale.

Les variations héréditaires sont réalisées à l'échelle cellulaire ; nous avons été conduits à supposer qu'elles consistaient en des modifications des unités héréditaires, c'est-à-dire des édifices physico-chimiques constitutifs du germe. Ces variations trouvent-elles leur origine dans les conditions du milieu ou dans les cellules génitales elles-mêmes ? Les deux hypothèses sont admissibles. Il n'y a aucune invraisemblance à admettre qu'au cours des divisions aboutissant à la formation des gamètes, il y ait, pour des causes fortuites, c'est-à-dire sans relations nécessaires avec l'effet produit, des accidents dans la répartition des édifices héréditaires. Il pourra en résulter l'absence, dans une partie des

gamètes ainsi produits, de certains édifices héréditaires, ou une modification de la proportion des différents édifices. Un semblable accident pourra ne se traduire par rien d'apparent dans l'individu qui en résultera, si le gamète conjoint est normal. Si deux gamètes anormaux au même degré viennent, au hasard des fécondations, à se rencontrer, il en résultera certainement un individu différent, un mutant. Cette conception me paraît susceptible d'expliquer l'apparition de ces mutants où la variation germinale semble bien due à la perte de certaines unités héréditaires : l'analyse des variations observées par MORGAN nous en fournirait de nombreux exemples. Elle permet de comprendre que de telles mutations soient des faits exceptionnels, se produisant sans qu'on puisse relever aucune particularité essentielle dans les conditions d'existence des lignées qui en sont le siège.

Il paraît non moins certain que, de même que les cellules du reste du corps, les cellules germinales sont sensibles aux conditions de leur milieu, c'est-à-dire du *milieu humoral intérieur* de l'organisme dans lequel elles sont plongées. J'ai cité de nombreux exemples de mutations survenues sous l'influence d'un changement de ce milieu intérieur (alcoolisme, syphilis, tuberculose, mutilations de BROWN-SEQUARD). Les cellules germinales peuvent être aussi directement atteintes par certaines conditions du milieu extérieur (rayons X, radium, température). Dans tous ces cas, certains édifices héréditaires des cellules germinales peuvent, en effet, être influencés et modifiés.

Les modifications des édifices héréditaires germinaux peuvent donc être dues, soit à une répartition quantitativement ou qualitativement inégale de ces édifices pour des raisons purement accidentelles, soit à des changements dans leur constitution ou leur proportion sous l'influence des conditions extérieures, dans la mesure où celles-ci sont susceptibles d'atteindre le germe directement, ou indirectement, par l'intermédiaire du milieu intérieur.

La non-hérédité des caractères acquis. — L'action du milieu sur le germe, telle que je viens de la définir, est bien différente de celle imaginée par la théorie lamarckienne. Si une action des conditions externes provoque une variation donnée dans une certaine partie d'un organisme, la modification que ce changement produira dans les cellules germinales — dans les cas bien entendu

où cette influence est possible — sera d'un ordre tel qu'elle aura toutes chances de conditionner, chez les descendants, l'apparition de variations toutes différentes de celles des parents. L'unité apparente de l'organisme provient uniquement du fait de la filiation des différentes cellules qui le constituent à partir de l'œuf et des corrélations nerveuses ou humorales qui en relient les parties. Or, il n'y a aucune chance pour que les modifications du milieu intérieur, consécutives à la variation d'un organe donné, soient de nature à exercer sur le germen une action *spécifique*, à déterminer précisément la variation germinale susceptible de conditionner, par réversibilité, une variation identique à celle qui est apparue chez les parents.

La rareté des faits de soi-disant hérédité des caractères acquis, le caractère seulement vraisemblable, mais non impératif, de l'interprétation que l'on en donne, les très nombreux exemples de non hérédité des variations acquises, permettent en somme d'affirmer que l'hérédité des caractères acquis n'est actuellement démontrée par aucun fait précis.

Je suis persuadé que le milieu joue un rôle considérable dans la genèse des mutations, mais seulement dans le sens que j'ai indiqué plus haut. L'hérédité des caractères acquis reste indémontrée et demeure d'ailleurs incompréhensible, à moins que l'on n'admette entre les cellules de l'organisme une sorte de corrélation mystérieuse qui ne repose sur aucune donnée positive.

Il est d'autre part nécessaire de se convaincre de cette notion que le milieu ne crée rien par lui-même dans un organisme. La variation germinale est essentiellement conditionnée par la nature et la répartition des unités héréditaires : c'est en celles-ci que les actions du milieu peuvent provoquer des variations, mais seulement dans la limite des possibilités de variations de ces unités. Or il est bien évident que pour un édifice donné, ou pour un ensemble d'édifices, les possibilités de variations compatibles avec la vie de l'ensemble de la substance vivante sont nécessairement limitées ; elles ne peuvent pas s'exercer dans un sens quelconque, mais seulement dans certaines directions que conditionnent la nature chimique, l'état physique, l'architecture, le mode de groupement de ces parties de la substance germinale. Nous en trouvons la preuve dans le fait que l'action extérieure ne modifie souvent qu'un certain nombre

d'individus, n'est efficace que pendant une certaine période sensible (expériences de TOWER), enfin dans cette donnée d'expérience que des actions de milieu différentes (froid ou chaud par exemple) peuvent déterminer des variations de même nature.

Ces considérations permettent de comprendre les faits d'orthogénèse, c'est-à-dire l'existence de séries de mutations, au cours des générations successives, s'effectuant vraisemblablement sous l'influence de certaines actions extérieures, mais dans une direction donnée, sans qu'il soit nécessaire, pour les expliquer, de recourir à quelque force directrice mystérieuse, puisque la direction observée ne dépend que de la nature même de la substance héréditaire de la lignée.

IV. Le mécanisme de l'adaptation. — Du moment que l'on renonce à la conception de l'hérédité des caractères acquis, l'adaptation ne se comprend plus comme le résultat héréditaire des réactions adaptatives individuelles aux conditions du milieu. A la base de l'idée lamarckienne, il y a d'ailleurs un certain finalisme résidant dans ce postulat que la réaction individuelle est adaptative. Sans doute il en est généralement ainsi, à l'époque actuelle, non seulement si l'on considère l'organisme globalement, mais aussi si l'on étudie les réactions de ses éléments histologiques (travées osseuses, adaptation sécrétoire des glandes digestives, etc...). Or, on ne saurait admettre *a priori* que la cellule peut choisir entre les variations possibles et ne réaliser que celles qui sont adaptatives ni considérer ce mode de réaction comme une propriété fondamentale de la substance vivante. En réalité, cette adaptation n'est pas la règle, il existe des réactions fatales à l'élément cellulaire ; celles-ci sont, sans doute, plus rares, mais il faut bien songer qu'au cours des temps tous les organismes qui par leur constitution héréditaire ont varié sous l'action de telle ou telle action du milieu, dans un sens incompatible avec la vie, ont été éliminés. S'il n'était pas survenu par hasard des cellules, ayant une constitution héréditaire telle qu'elles puissent élaborer la substance osseuse suivant des travées orientées parallèlement aux lignes de force, le type Vertébré n'aurait jamais pu être réalisé ni subsister. Les formes actuelles sont évidemment celles dont la constitution était la plus forte, la plus susceptible de conditionner des variations compatibles

avec la vie et peut-être dans une certaine mesure, la plus stable, c'est-à-dire la moins influençable par les conditions du milieu. Ces témoins actuels sont les rares subsistants de formes dont un nombre considérable a disparu en raison de la nature des réactions que déterminaient leurs constitutions héréditaires. L'histoire paléontologique est pleine de ces exemples de disparitions brusques ou graduelles de formes organisées.

Quand on réfléchit à ce passé des êtres vivants il n'y a rien d'étonnant, il me semble, à ce que les formes actuelles soient très généralement adaptées à leur milieu; je n'y vois nullement le résultat d'une longue suite d'« efforts » au cours des générations, mais la conséquence nécessaire d'une impitoyable sélection se traduisant par le fait que toutes les formes non harmonisées à leurs conditions d'existence ont été nécessairement éliminées.

C'est dans cette façon d'expliquer l'état adaptatif des êtres actuels que se trouve le principal intérêt de la notion de sélection. Celle-ci doit d'ailleurs être prise au sens large, comme une façon d'exprimer ce fait très général et qui équivaut à un véritable truisme : persistent seules les formes susceptibles de persister dans des conditions données, que l'on pense plus spécialement à la structure de l'être vivant, à son fonctionnement, à son mode de reproduction ou à la viabilité des variations héréditaires dont il peut être le siège.

La sélection ne joue aucun rôle dans l'origine des variations. Ce sont au contraire celles-ci qui sont le matériel sur lequel s'exerce automatiquement le tri que nous appelons sélection. Ce tri est d'ailleurs souvent aveugle et n'est pas nécessairement basé sur la nature avantageuse ou désavantageuse d'une variation. Sans doute, d'une façon générale, il en est ainsi, mais il suffit d'avoir élevé en grand une espèce animale ou végétale donnée pour se rendre compte que les chances de survie et de reproduction dépendent aussi d'une foule de circonstances fortuites. A côté des disparitions par défaut d'adaptation, il y a d'innombrables cas de morts purement accidentelles qui peuvent aboutir à des résultats inverses de ceux que permettrait de prévoir la conception de la survivance du plus apte. C'est en somme à la sélection, à l'isolement géographique, à l'orthogénèse et à un certain nombre d'autres conditions qu'il faut ramener les causes de l'adaptation actuelle des organismes à leur milieu; mais cette

adaptation est un résultat *a posteriori* : c'est une constatation que nous faisons. Ce mot adaptation est donc pris ici uniquement dans son sens statique d'état adapté des organismes actuels et non dans le sens dynamique d'adaptation active, qui contient souvent d'une façon plus ou moins explicite l'idée téléologique d'un but à atteindre.

Je remarquerai enfin que si chacun s'extasie sur la perfection, telle du moins que nous la jugeons de notre point de vue humain, de certaines adaptations des êtres vivants, il existe d'innombrables cas où cette adaptation est des plus médiocres, au point que la lignée se maintient difficilement ou même disparaît sous nos yeux. Il existe aussi beaucoup d'êtres en état en quelque sorte indifférent, qui sont susceptibles de persister, mais pour lesquels on imaginerait facilement de nombreux perfectionnements qu'il ne leur a pas été donné d'acquérir.

Les cas de mimétisme renferment un nombre considérable de ces soi-disant adaptations qui doivent uniquement leur existence apparente à l'erreur anthropomorphique qui leurre trop souvent le naturaliste. En matière d'adaptation, cette tendance à tout ramener à notre échelle risque à chaque instant de nous conduire à de fausses interprétations. Si l'on réfléchit bien, on se convaincra que c'est ce point de vue qui est à la base de la conception de l'hérédité des caractères acquis. L'explication lamarekienne de l'adaptation était évidemment la plus simple, mais aussi la plus humaine, la plus enfantine. Tout concourt à nous démontrer que les choses sont infiniment plus compliquées, que chaque cas nécessiterait une étude approfondie, mais qui, ne pouvant être que rétrospective, échappe nécessairement au contrôle de l'expérience.

Conclusion. — Un champ expérimental immense reste cependant ouvert à nos investigations. Bien que les espèces paraissent jouir aujourd'hui, par le fait même de leur antiquité, d'une stabilité plus grande que dans les époques disparues, il n'en demeure pas moins que des formes nouvelles peuvent encore prendre naissance. C'est à mieux pénétrer les causes exactes et le mécanisme de l'apparition de ces formes nouvelles que nous pouvons le plus utilement appliquer nos efforts. Il n'est peut-être pas trop téméraire de penser qu'une semblable connaissance nous permet-

tra, dans un temps sans doute éloigné, de ne plus être les simples spectateurs du devenir héréditaire d'une lignée, mais nous donnera le moyen de modifier, dans le sens voulu, le patrimoine héréditaire des êtres vivants.

Si comme cela paraît assez vraisemblable, les unités héréditaires sont des édifices complexes de nucléoprotéides, une science approfondie de la composition de ces substances et de leur construction dans l'organisme, aux dépens des éléments apportés par la nutrition, serait susceptible d'ouvrir des voies nouvelles aux tentatives faites pour produire artificiellement des mutations.

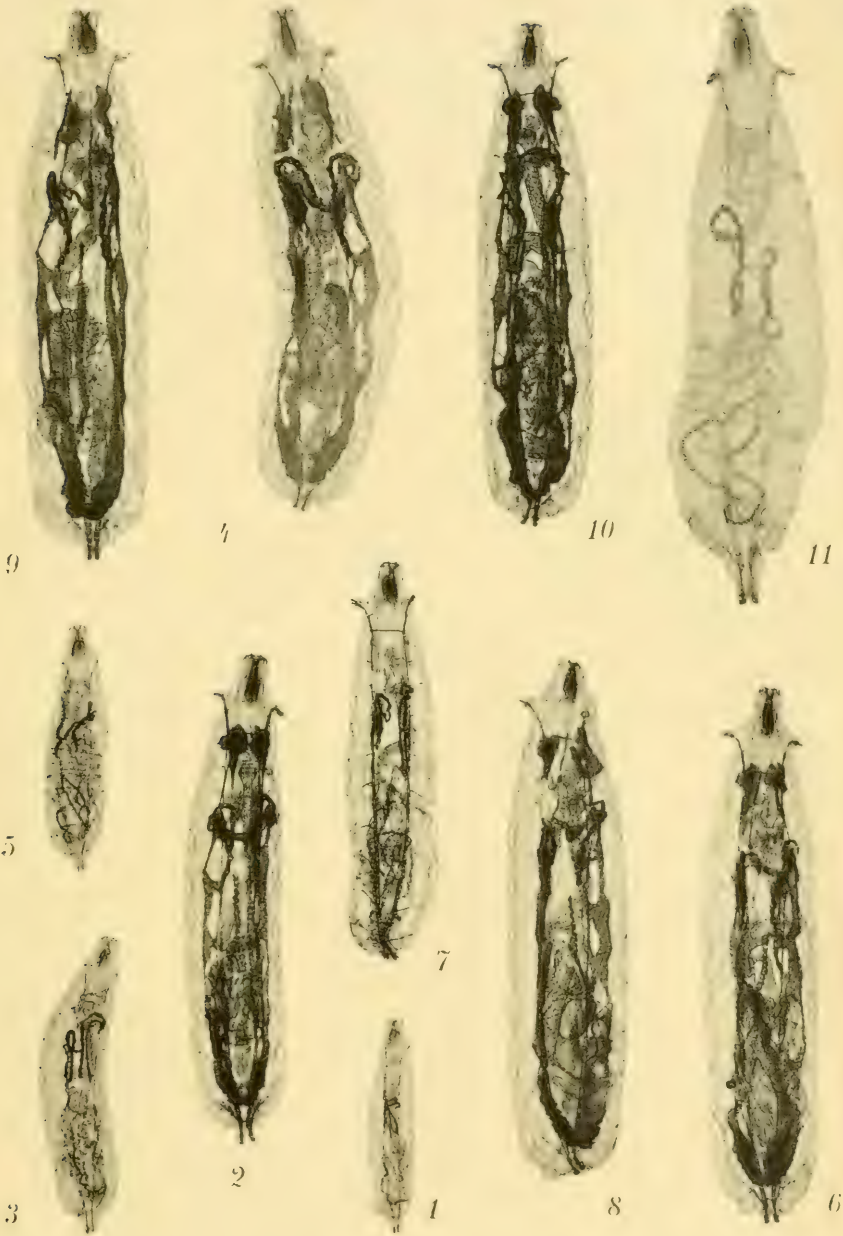
En tout cas, ce dont nous pouvons être certains, c'est que l'étude expérimentale du déterminisme des variations héréditaires ne pourra être féconde que si elle est effectuée avec une méthode impeccable. Une des conditions essentielles est de tenir compte systématiquement des deux termes en présence, l'organisme et le milieu. La connaissance approfondie des conditions du milieu constitue la préface nécessaire à toute recherche évolutive. Sans elle, il sera toujours impossible de déceler avec certitude, parmi l'invraisemblable complexité des phénomènes vitaux, ce qui relève des causes actuelles et ce qui tient à la constitution héréditaire, dans le développement ontogénétique, dans la variation, d'une façon plus générale, dans l'évolution des êtres vivants.

PLANCHE I

PLANCHE I

Photographies de larves vivantes, immobilisées par le compresseur
(Gross. = 20).

1. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 10 (peptone, sans hydrates de carbone).
 2. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 11 (peptone-autolysat).
 3. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 4 (peptone-glycogène).
 4. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 5 (peptone-glycogène-autolysat).
 5. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 6 (peptone-glucose).
 6. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 7 (peptone-glucose-autolysat).
 7. Larve, âgée de 15 jours, élevée sur milieu β . 8 (peptone-lévulose).
 8. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 9 (peptone-lévulose-autolysat).
 9. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 23 (peptone-acide oléique-glycérine-autolysat).
 10. Larve, âgée de 10 jours, élevée sur milieu β . 25 (peptone-complexe oléique-autolysat).
 11. Larve, âgée de 20 jours, élevée sur pomme de terre sèche (grossissement = 22.5).
-



Phot. Guvénot.

Imp. Catala frères - Paris

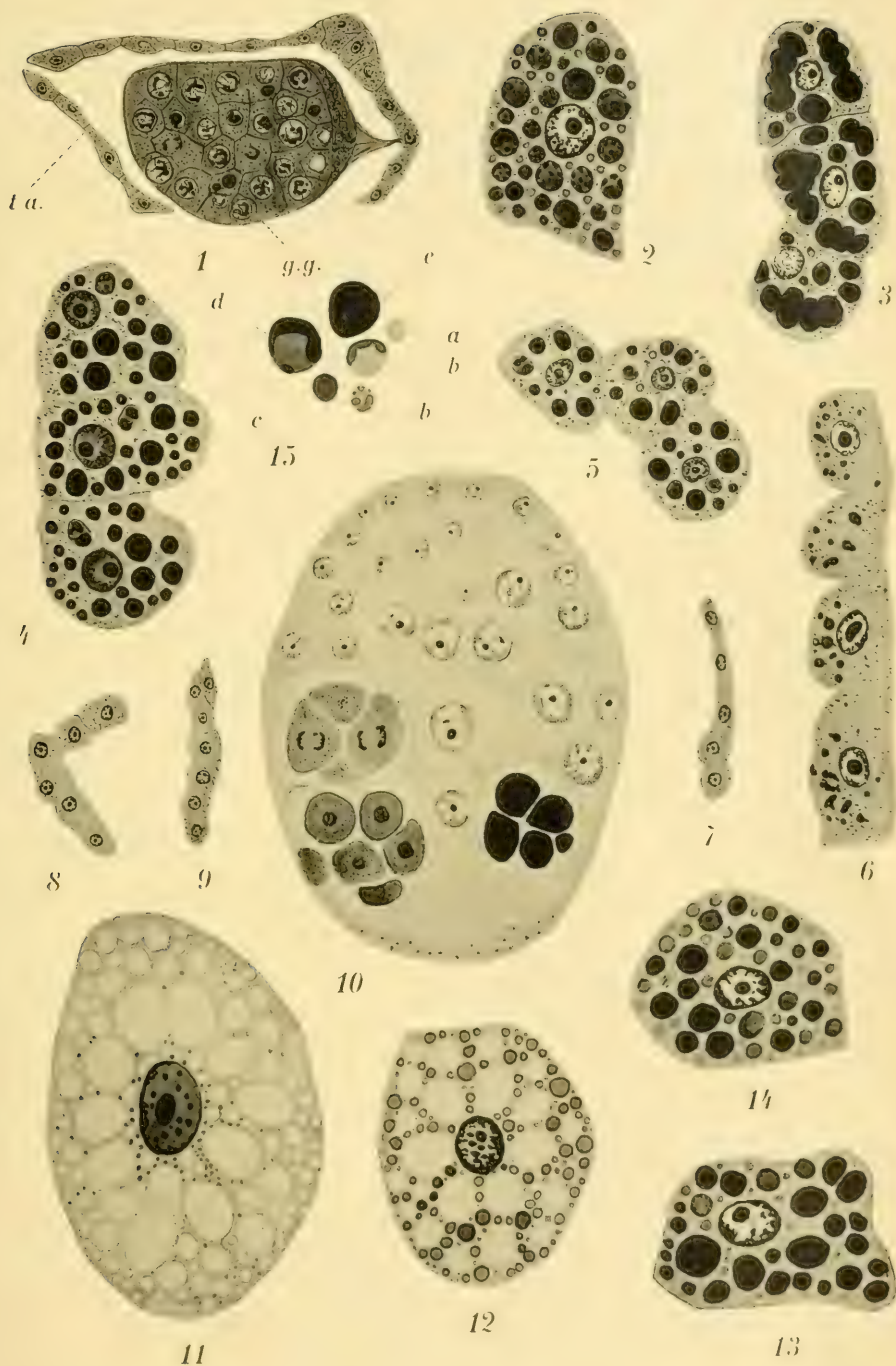
Drosophila ampelophila.

PLANCHE II

PLANCHE II

Toutes les figures sont dessinées à un grossissement de 650 diamètres (réduction de 1/2 comprise).

1. Tissu adipeux (*t. a.*) et glande génitale (*g. g.*) d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 10 (peptone-sels minéraux).
 2. Cellule adipeuse d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 23 (peptone-acide oléique-glycérine-autolysat).
 3. Cellules adipeuses d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 14 (peptone-trioléine-acide oléique-glycérine).
 4. Cellules adipeuses d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 9 (peptone-lévulose-autolysat).
 5. Cellules adipeuses d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 11 (peptone-autolysat).
 6. Epithélium intestinal d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 14 (peptone-trioléine-acide oléique-glycérine).
 7. Lamelle de tissu adipeux d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 6 (peptone-glucose).
 8. Lamelle de tissu adipeux d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 8 (peptone-lévulose).
 9. Lamelle de tissu adipeux d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 4 (peptone-glycogène).
 10. Ebauche génitale d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 11 (peptone-autolysat).
 11. Cellule adipeuse d'une larve élevée sur levure.
 12. Cellule adipeuse d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 26 (peptone-lécithine-autolysat).
 13. Cellule adipeuse d'une larve élevée sur milieu artificiel β . 19 (peptone-trioléine-tristéarine-tripalmitine-autolysat).
 14. Cellule adipeuse d'une larve, élevée sur milieu artificiel β . 21 (peptone-acide oléique-oléate de soude-glycérine-autolysat).
 15. Partie grossie de la cellule précédente (fixation au Borrel. Rouge de Magenta, picro-indigo-carmin) : *a*) inclusion colorée en vert ; *b*) inclusions colorées en vert, avec grains ou croissants rouges ; *c*) inclusion entièrement rouge ; *d*) inclusion verte avec croissant noir ; *e*) inclusion entièrement noire.
-



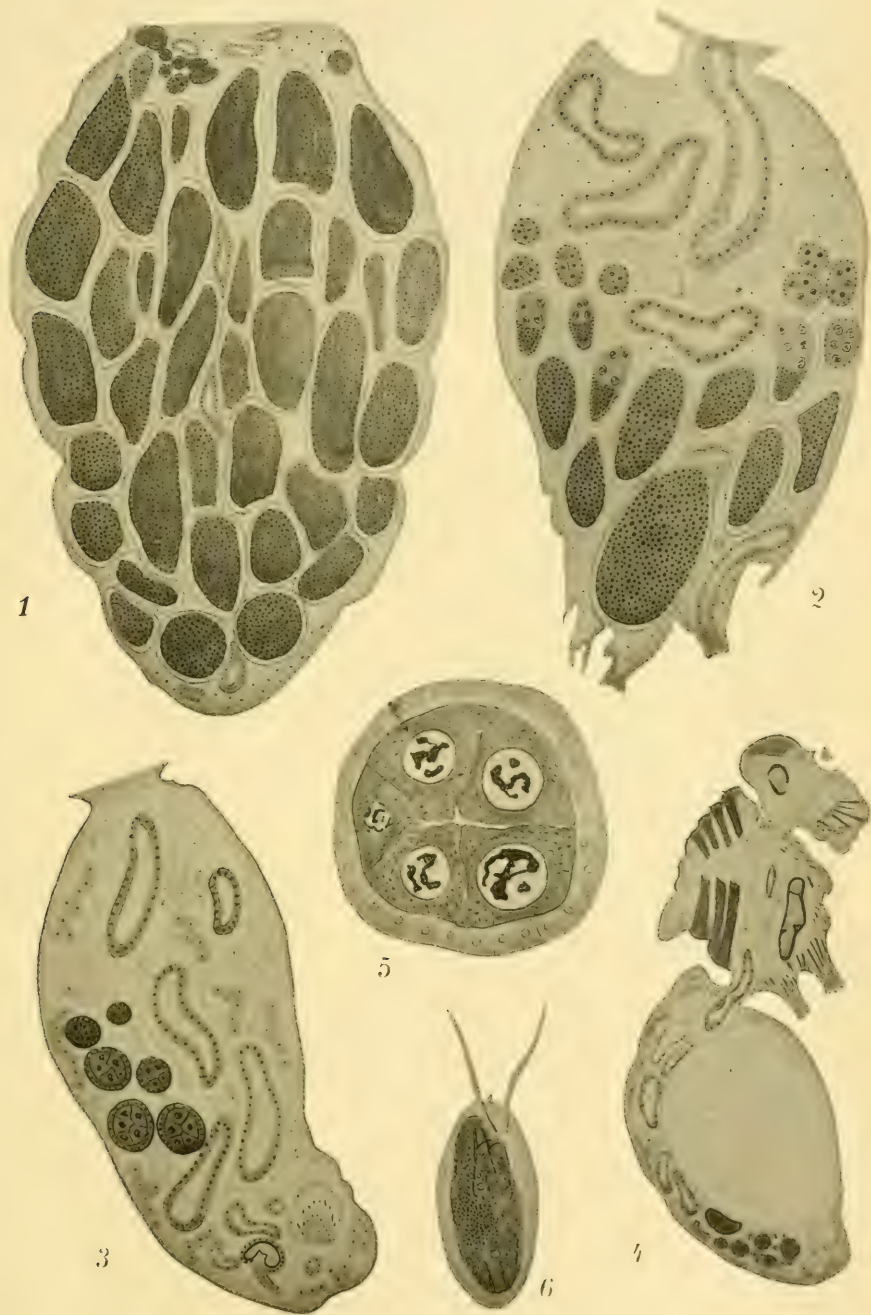
E. Guyénot, del.

Imp. Catala frères - Paris

PLANCHE III

PLANCHE III

1. Abdomen de ♀ vierge, n'ayant pas encore pondu : rétention des œufs par suite de l'absence d'accouplement (G. = 60).
 2. Abdomen de ♀, prête à éclore, élevée sur levure (G. = 60).
 3. Abdomen de ♀, venant d'éclore, née sur pomme de terre (G. = 60).
 4. Coupe longitudinale d'une ♀, née sur levure, mais ayant vécu 20 jours sur milieu artificiel α 190 (peptone-glucose). Réduction considérable de l'ovaire et du tissu adipeux. Cavité abdominale remplie en grande partie par une grosse goutte de liquide (G. = 30).
 5. Follicule ovarien, avec assise épithéliale régulièrement disposée (G. = 650).
 6. OEuf avorté et ayant bruni (G. = 60).
-



E. Guyénot, del.

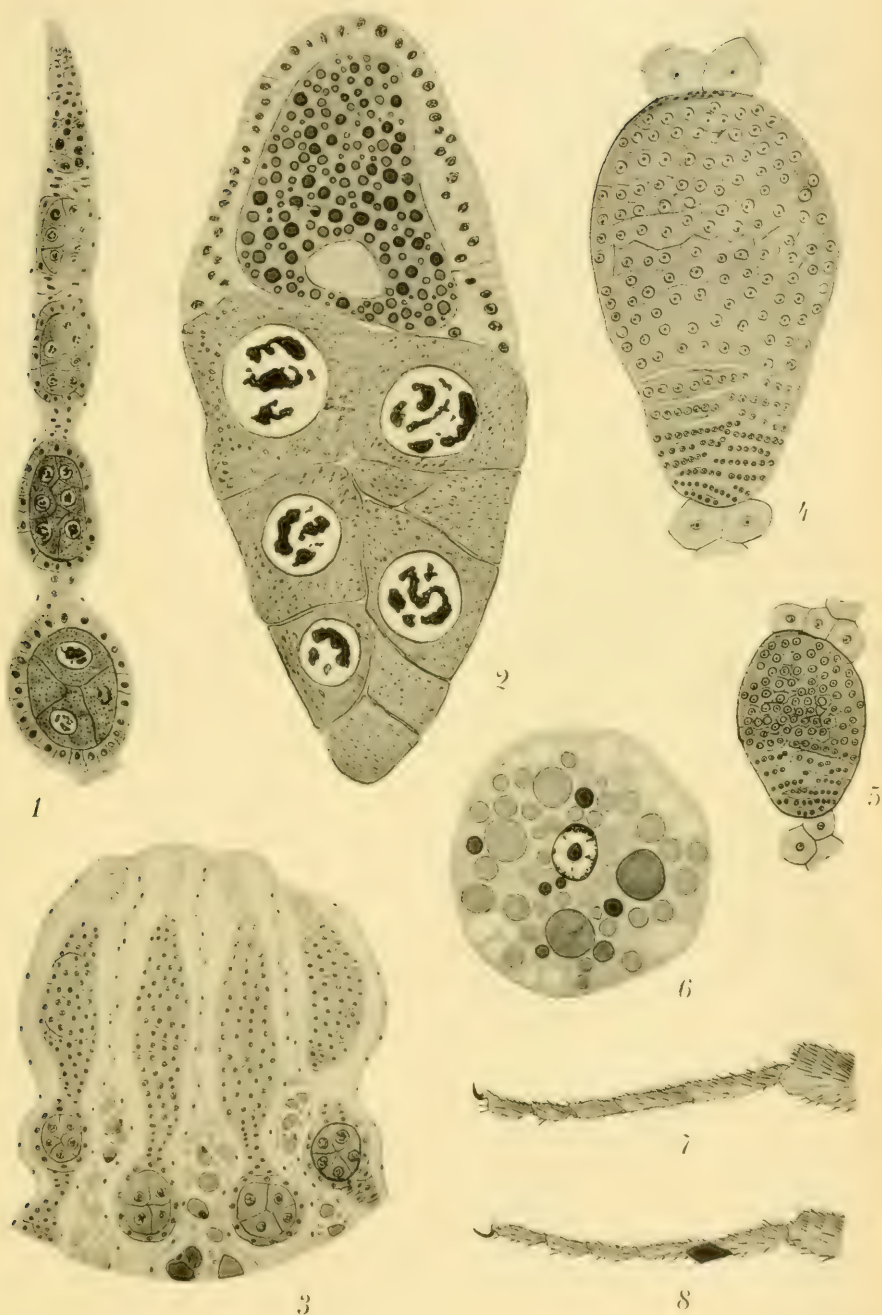
Imp. Catala frères - Paris

Drosophila ampelophila.

PLANCHE IV

PLANCHE IV

1. Tube ovarien d'une jeune nymphe, montrant les follicules à divers stades de développement (G. = 650).
 2. Follicule ovarien, chez une jeune nymphe : ovule, entouré des cellules folliculaires, disposées en revêtement épithélial continu et cellules vitellogènes (G. = 650).
 3. Formation des tubes ovariens, aux dépens de l'ébauche génitale, chez une nymphe âgée de 3 jours (G. = 122.5).
 4. Ébauche génitale d'une larve adulte, élevée sur levure (G. = 122.5).
 5. Ébauche génitale d'une larve adulte, élevée sur pomme de terre (G. = 375).
 6. Cellule adipeuse d'une jeune nymphe, élevée sur milieu artificiel β 11 (peptone-autolysat) (G. = 650).
 7. Extrémité de la patte antérieure de *Drosophila ampelophila* ♀ (G. = 68).
 8. Extrémité de la patte antérieure de *Dr. ampelophila* ♂ : peigne sexuel (G. = 68).
-



E. Guyénot, del.

Imp. Catala frères - Paris

Drosophila ampelophila.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR *DROSOPHILA* *AMPELOPHILA* LÖW : L'ORGANISME ET LE MILIEU

Les recherches personnelles dont l'exposé fait l'objet de cette deuxième partie n'ont pas la prétention de résoudre les différents problèmes qui ont été posés jusqu'à présent, mais constituent simplement une tentative pour mettre au point une méthode d'expérimentation correcte. L'examen critique des théories de l'Évolution et des résultats de la biologie expérimentale moderne m'ont convaincu, en effet, de la nécessité de reprendre l'étude de la question fondamentale du transformisme, l'origine des variations, au moyen d'expériences assises sur une connaissance aussi approfondie que possible des conditions externes, de ce que l'on appelle, d'une façon globale, le *milieu*.

Cette conception qui, au premier abord, peut paraître inspirée par un pur lamarckisme, n'a pourtant nullement pour origine le désir préconçu de montrer une influence prépondérante des facteurs externes sur la genèse des variations héréditaires. Que celles-ci soient dues à l'action de semblables facteurs ou qu'elles dérivent principalement de modifications internes du patrimoine héréditaire, la connaissance du milieu demeure une des conditions expérimentales nécessaires dont doit s'inspirer toute recherche ayant pour but de préciser le mécanisme de l'évolution des êtres vivants.

Cette connaissance du milieu n'est d'ailleurs qu'une des données du problème. Il faut encore que l'organisme dont on scrutera avec soin les échanges avec le milieu réponde à certains desiderata d'ordre pratique pour que les investigations entreprises aient chance d'apporter des résultats fructueux. Qu'une variation paraisse liée à l'action de quelque facteur externe ou à

une mutation spontanée dans la constitution de la substance héréditaire, il est indispensable, si l'on veut préciser de semblables déterminismes, que l'étude porte sur des organismes assez nombreux à chaque génération, pour que l'on puisse baser des conclusions sur des résultats d'une suffisante ampleur numérique. Il est de même désirable que les organismes en expérience présentent une rapidité de reproduction telle que plusieurs générations consécutives puissent passer entre les mains de l'expérimentateur, sans qu'en même temps un trop grand nombre d'années se soit écoulé.

Ces différentes considérations m'ont conduit à fixer mon choix sur un Diptère, *Drosophila ampelophila* Löw qui me parut répondre pleinement aux desiderata expérimentaux que je viens d'exprimer.

Contrairement à un usage traditionnel, je ne referai pas ici une description de la morphologie et de la structure histologique de cet organisme, parce que, venant après tant de travaux consacrés à des sujets extrêmement voisins, une telle étude risquerait de n'être qu'une redite sans avantages immédiats. Je me contenterai de quelques indications biologiques de nature à faire comprendre pourquoi j'ai choisi cet organisme comme sujet d'expérience.

La Mouche du vinaigre est une Mouche petite, que l'on peut, par suite, élever en nombre immense, sans avoir besoin de place étendue et de récipients trop vastes. Sa fécondité moyenne est considérable. Les Mouches que j'ai eues entre les mains vivaient, suivant les conditions de température, de 20 jours à 3 mois et plus. A 24°, elles pondent environ 24 œufs par jour et l'on peut ainsi, en 30 ou 40 jours, recueillir de 700 à 900 descendants d'une même femelle. A la même température, la durée du développement de ces organismes, dans de bonnes conditions, ne dépasse pas 12 jours, si bien qu'il est très facile, en peu de temps, d'obtenir d'une même lignée des descendants par dizaines ou par centaines de mille.

Ces animaux se trouvent d'autre part dans une dépendance particulièrement étroite vis-à-vis des conditions du milieu. En tant qu'organismes poikilothermes, ils subissent passivement, avec des modifications importantes dans leurs échanges et dans leur fonctionnement, les diverses variations de la température.

La rapidité de leur croissance, l'intensité de leurs échanges mesurent le degré de leur assujettissement à la composition qualitative et quantitative du milieu nutritif.

Que de tels organismes soient susceptibles de présenter des variations, c'est ce qu'à *priori* je considérerais comme très vraisemblable. Depuis que ces recherches ont été instituées, nombre de variations ont été d'ailleurs citées à l'actif de *Drosophila ampelophila*. Ce sont soit des variations du peigne sexuel des mâles comme celles étudiées par BARROWS, soit des variations dans la nervation des ailes qui ont été l'objet des travaux de DELCOURT et de LUTZ, soit enfin cette série prodigieuse de mutations que MORGAN a eu la bonne fortune de voir surgir sous ses yeux. Presque tous les organes de la Mouche se sont montrés susceptibles de subir des variations extrêmement remarquables, qui ont été le point de départ de recherches du plus puissant intérêt. À côté des Mouches normales à yeux colorés en rouge, ont surgi des Mouches à yeux blancs, à yeux vermillons, à yeux roses, à yeux oranges, à yeux éosine, à yeux tachetés, tandis que d'autres présentaient des ailes miniatures, des ailes vestigiales, des ailes tronquées, perlées, ballonnées ou des différences dans le dessin et la coloration des anneaux de l'abdomen, dans la couleur générale du corps ou encore présentaient des modifications héréditaires de leur capacité reproductrice.

Ayant acquis la certitude qu'au cas où je tomberais sur des résultats intéressants, cet organisme se trouvait dans les conditions requises pour qu'il put en être tiré profit le plus largement possible, j'ai commencé, à titre de préface aux recherches que je pensais poursuivre ultérieurement, par une étude approfondie du milieu dans lequel vit cet organisme, par une tentative pour me rendre maître des éléments qui constituent ce milieu de façon à en assurer, à mon gré, la constance ou la diversité.

Ce sont ces recherches préliminaires qui constituent la partie principale à laquelle je limiterai pour le moment ce travail. Au cours de l'exposé qui va suivre, bien des questions se présenteront qui mériteraient une étude approfondie. Certaines ont été volontairement laissées de côté, soit parce qu'elles m'auraient entraîné trop loin du but que je poursuivais, soit parce qu'elles sont encore en cours d'étude ou sont destinées à faire l'objet de publications ultérieures.

VII

**L'ÉLEVAGE ASEPTIQUE DE *DR. AMPELOPHILA* ;
PRÉCISION BACTÉRIOLOGIQUE DU MILIEU**

A l'état sauvage, *Dr. ampelophila* Löw se rencontre dans les caves et dans les jardins, partout où se trouvent des fruits ou des liquides en fermentation. Ces Mouches pondent leurs œufs sur les fruits pourris, où l'on trouve fréquemment des larves de ce Diptère ; on les observe également autour des cuves de brasserie, sur le marc de raisin, au voisinage des tonneaux de vin, de cidre, de poiré, dans les vinaigrieres. Les Drosophiles qui ont été le point de départ de mes élevages provenaient d'une vinaigrierie des environs de Paris. Ces Mouches se rencontraient en grand nombre dans la cave complètement obscure, de température douce, mais enfumée par un calorifère défectueux (l'air y était irrespirable) où se trouvaient les tonneaux renfermant les liquides en fermentation. A la face interne des tonneaux, autour de leurs orifices, autour des bondes, on remarquait un voile blanchâtre visqueux, humide, dans lequel grouillaient les larves de Drosophiles ; de nombreuses pupes se trouvaient sur les bords de ces voiles. Ceux-ci étaient constitués essentiellement par le *Mycoderma aceti*, mélangé à *Bacillus aceti* et à diverses moisissures.

Dans les élevages, on est amené tout naturellement à nourrir ces Mouches avec des fruits crus ou cuits. Les auteurs américains élèvent généralement *Dr. ampelophila* sur de la banane très avancée, mais crue. Au début de ses recherches, DELCOURT s'est surtout servi de marmelade de pommes cuites, additionnée ou non de vinaigre et, plus tard, de purée de pommes de terre. Sur ces différents milieux, *Dr. ampelophila* prospère généralement assez bien, mais, à chaque instant, il arrive que de nombreuses larves périssent, que des pupes se dessèchent sans éclore, ou que les adultes meurent sans avoir pondu ou après n'avoir émis qu'un très petit nombre d'œufs. Quelquefois c'est tout l'élevage d'un bocal qui disparaît : ces cas ont, dans mes recherches,

toujours coïncidé avec le développement de certaines Moisissures (*Penicillium glaucum*, notamment) ou de Microbes produisant une culture visqueuse, telle que *B. mesentericus vulgatus*.

Modifications du milieu produites par les microorganismes

On conçoit que les milieux nutritifs naturels ou artificiels, sur lesquels vivent les Drosophiles, présentent nécessairement, du fait des divers microorganismes qui se développent sur eux, des différences considérables dans leur composition chimique et dans leur état physique. Si l'on suit, par exemple, ce qui se passe sur un fruit très mûr ou blet, habité par des larves de *Dr. ampelophila*, on constate qu'il se développe d'abord surtout des Levures proprement dites ou des Moisissures fonctionnant comme Levure. L'odeur du fruit, comme d'ailleurs son examen chimique, montre qu'il y a formation d'alcool, aux dépens du sucre, avec naissance des différents produits qui accompagnent la fermentation alcoolique. Ultérieurement, si le fruit est resté suffisamment humide, son odeur aigrelette révèle la présence de fermentation acétique. Parfois s'installent au contraire des fermentations putrides, aboutissant à une véritable pourriture. Lorsqu'enfin le substratum commence à se dessécher, on voit se multiplier en surface diverses Moisissures (*Mucor*, *Penicillium*, *Aspergillus*, etc.). Selon que le fruit est maintenu à une température constante ou, au contraire, subit des écarts de température, selon qu'il se trouve dans un milieu sec ou humide, le cycle de ces fermentations pourra être modifié dans des sens très différents.

D'une façon générale, des transformations de même nature se produisent dans les milieux artificiels, employés pour l'élevage des Drosophiles. Il faut noter que la présence des larves contribue puissamment à modifier la série de ces transformations. En pénétrant dans la profondeur du milieu nutritif, en en labourant la surface, les larvesensemencent certains microorganismes en profondeur, empêchent notamment le développement des formes mycéliennes aériennes des Moisissures, les amènent à fonctionner plus ou moins à la façon de Levures et déterminent la dissociation des filaments mycéliens. Ces modifications sont d'autant plus accen-

tuées que les larves sont plus nombreuses et plus grosses. Si l'on introduit, en effet, dans un bocal renfermant de la marmelade de pommes stérilisée des Mouches sauvages, celles-ci apportent avec elles différents Microbes ou Moisissures qu'elles ensemencent sur le milieu. Lorsque ces Mouches sont très peu nombreuses, il arrive que les Moisissures se développent abondamment — les quelques larves produites étant incapables de labourer toute la surface du milieu — au point d'entraver ou même d'étouffer complètement l'élevage de Drosophiles. Si, au contraire, les Mouches sont très nombreuses, les larves sont produites en abondance et les Moisissures n'apparaissent pas. Par contre, dès que la plupart des larves se sont transformées en pupes, les Moisissures n'étant plus brassées par ces larves, commencent à développer leurs formes mycéliennes aériennes et à fructifier. Certaines de ces Moisissures, le *Penicillium glaucum* entre autres, exercent une action néfaste sur le développement de la Mouche : dans tout bocal en effet où cette Moisissure développe ses fructifications vertes, l'élevage peut être considéré comme perdu.

On conçoit combien de semblables conditions aussi variables du milieu nutritif sont défavorables pour toute recherche expérimentale. Tantôt ce sont les adultes qui meurent rapidement sans avoir pondu, tantôt on assiste à une mortalité considérable des larves et des pupes, au point que certaines lignées sont irrémédiablement perdues ; tantôt enfin, en raison des variations survenues, une partie de l'élevage peut être amenée à bien, tandis que tout le reste meurt, ce qui fausse naturellement tous les pourcentages et toutes les statistiques.

D'autre part on admettra facilement, même sans être très convaincu de l'importance du milieu en matière d'évolution, qu'il n'est pas indifférent que certaines larves se nourrissent d'un milieu alcoolique, d'autres d'un milieu acide ou neutre ou parfois alcalin, d'autres d'un milieu sucré ou enfin que les organismes se trouvent successivement en présence de semblables modifications de leur milieu nutritif. En fait, DELCOURT et moi (13) avons nettement constaté les variations que ces états différents du milieu nutritif introduisent dans la vitalité, la taille, la durée du développement, les tropismes, la coloration, la fécondité des descendants, d'une façon générale dans la structure et le comportement de ces organismes.

Importance des microorganismes pour le développement de Mouches autres que les *Drosophiles*.

La nature des relations existant entre le développement des *Drosophiles* et celui des microorganismes du milieu nutritif m'apparut, dès le début de mes recherches, d'autant plus intéressante à préciser que des expériences antérieures (25), effectuées sur d'autres Mouches dont les larves habitent la viande putréfiée, m'avaient permis d'en juger l'importance. Ce sont ces recherches que je vais brièvement résumer ici.

Des expériences rudimentaires de J.-H. FABRE (19) lui avaient montré que des larves de *Lucilia*, placées sur de petits cubes de blanc d'œuf coagulé ou sur des fragments de viande, en déterminent très rapidement la liquéfaction, alors que les milieux témoins conservent leur consistance et leur aspect. Ce célèbre naturaliste en avait conclu que cette liquéfaction était due au rejet à l'extérieur de « quelque subtile pepsine », élaborée par les larves de *Lucilies*. Le fait observé par J. H. FABRE est certainement exact. Il est incontestable, en effet, que la présence des larves de Mouches hâte la putréfaction des viandes. Dès que ces larves sont écloses, on les voit s'agiter par groupes, au fond des anfractuosités où la Mouche a déposé ses paquets d'œufs et c'est là que débute la liquéfaction des albuminoïdes.

Il ne semble pas, par contre, que l'interprétation donnée par FABRE, du rejet à l'extérieur d'un suc digestif sécrété par la larve, soit conforme à la réalité. Une série d'expériences m'ont nettement montré, en effet, qu'il n'en était pas ainsi.

1° En stérilisant à 120° du blanc d'œuf, dans une fiole conique à fond plat, on obtient une tablette d'ovalbumine coagulée, stérilisée. Si on introduit dans la fiole de jeunes larves de *Lucilia*, celles-ci se promènent en tout sens à la surface du milieu nutritif, sans réussir à pénétrer dans sa profondeur. Si l'on retire ces larves au bout de quelques heures, on n'observe aucune digestion du blanc d'œuf, tant que les colonies microbiennes liquéfiantes,ensemencées par ces larves, n'ont pas acquis un développement notable. Même dans ces conditions, la liquéfaction est d'ailleurs opérée très lentement.

2° Si on maintient un grand nombre de larves en contact avec

une substance inerte, on peut broyer ensuite cette substance avec de l'eau, sans que la liqueur obtenue présente aucune propriété digestive. Dans ces conditions, les larves n'ont donc rejeté à l'extérieur aucun suc digestif.

3° Enfin j'ai préparé des extraits aqueux ou glycérinés, en milieux neutres, acides ou alcalins, soit de larves presque adultes, maintenues au préalable pendant 24 heures en état de jeune et broyées en leur totalité, soit de glandes isolées (glandes salivaires; cœcums gastriques). Tous ces extraits se sont montrés dépourvus d'action digestive vis-à-vis des diverses albumines (fibrine, blanc d'œuf, viande) ainsi que vis-à-vis des matières amylacées. Au cours de ces essais, des précautions avaient naturellement été prises pour éliminer les actions microbiennes qui auraient pu fausser les résultats.

Mêmes résultats négatifs ont été obtenus en précipitant les extraits aqueux par l'alcool absolu et en redissolvant le précipité, après dessiccation, dans l'eau distillée. Enfin des extraits préparés, selon la méthode utilisée par L. FREDERICQ, pour la recherche des ferments digestifs des Invertébrés, n'ont également donné que des résultats négatifs.

Non seulement ces expériences me conduisirent ainsi à rejeter l'interprétation donnée par J.-H. FABRE, mais elles me permirent de constater ce fait inattendu que, dans les conditions où j'opérais, les larves des Mouches étudiées ne secrétaient pas de sucs digestifs en quantité décelable. Pour comprendre, dès lors, comment s'effectue la nutrition de ces organismes, il faut envisager deux ordres de faits.

Les larves sont dépourvues de tout appareil buccal de broyage ou de mastication. Les crochets chitineux qui terminent leur appareil pseudo-mandibulaire se meuvent parallèlement et ne peuvent servir qu'à la locomotion de l'animal ou à lui permettre de creuser une galerie dans le milieu nutritif. Le diamètre filiforme de l'œsophage s'oppose au passage de particules solides tant soit peu volumineuses et la nutrition s'effectue uniquement par succion d'aliments liquides. Sur un milieu solide, ne subissant aucune liquéfaction, les larves meurent sans pouvoir se nourrir. C'est ce que BOGDANOW (4), puis moi-même avons constaté en plaçant des larves rendues aseptiques sur de la

viande stérilisée. Toutes moururent sans pouvoir se nourrir.

Comment donc se fait-il que, dans les conditions ordinaires, ces larves, qui ne fabriquent pas de sucs digestifs qu'elles puissent rejeter à l'extérieur, se développent aussi rapidement, et présentent cette croissance prodigieuse qui caractérise la vie larvaire des Mouches, sur des milieux primitivement solides. Ceci est dû uniquement, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte, au travail des Microbes protéolytiques.

J'ai dans ce but ensemencé diverses albumines stérilisées (blanc d'œuf, viande) avec certaines espèces protéolytiques et j'ai constaté que les larves se nourrissaient parfaitement aux dépens des produits de la digestion opérée par ces microorganismes, produits parmi lesquels j'ai toujours pu constater l'existence de peptones vraies.

J'ai constaté d'autre part que les larves, en parcourant en tous sens le milieu nutritif, en le creusant, en pénétrant dans sa profondeur, ensemencent de tous côtés les Microbes protéolytiques et par suite accentuent d'une façon considérable leur œuvre liquéfiant et digestive. C'est là vraisemblablement la cause réelle du phénomène observé par FABRE. J'ai pu le reproduire artificiellement de la façon suivante.

Deux tablettes d'albumine stérilisée en fiole sont ensemencées en surface, à la température ordinaire, avec une culture pure de *Micrococcus flavus liquefaciens* FLUGGE. Au point ensemencé, on voit apparaître de petites colonies jaunâtres, circulaires ou ovales, à bord net ou dentelé. Plusieurs colonies confluent en une tache lobée, au niveau de laquelle le substratum se ramollit et se liquéfie lentement. Si dans certaines fioles, dès que les colonies sont apparues, on en prélève avec une anse de platine et qu'avec cette anse on laboure en tous sens la tablette d'albumine, d'innombrables colonies se développent de toutes parts et la liquéfaction s'opère rapidement.

Si nous envisageons le phénomène de la putréfaction de la viande dans son ensemble, nous voyons donc que la liquéfaction due aux Bactéries protéolytiques est d'autant plus rapide qu'il y a plus de larves, c'est-à-dire que ces Bactéries sont ensemencées et réparties d'une façon plus universelle. D'autre part cette pullulation microbienne et la digestion du substratum qui en résulte sont la condition essentielle de la nutrition et du dévelop-

pement des larves de Mouches. Ces conclusions ont depuis été complètement confirmées par les recherches de BOGDANOW (4). Cet auteur ayant réussi à obtenir, par un procédé que j'indiquerai tout à l'heure, des larves de *Calliphora* aseptiques, constata qu'elles étaient incapables de digérer la viande et de s'en nourrir, mais que cette nutrition était rendue possible dès que cette viande avait été digérée par la trypsine ou transformée par des Bactéries protéolytiques, avant d'être stérilisée.

Ces recherches montrent combien sont étroits les rapports de dépendance mutuelle entre les microorganismes et les larves de Mouches, qui vivent sur la viande en putréfaction. Selon toute vraisemblance, les larves de *Drosophiles* se développant sur des milieux végétaux en fermentation, leur nutrition doit dépendre non moins étroitement des microorganismes qui constituent une bonne partie du substratum alimentaire. Il y a donc un intérêt majeur à connaître cette flore microscopique et, si possible, à l'uniformiser ou même à la supprimer. C'est pourquoi, tant pour avoir des conditions d'élevages convenables permettant de recueillir un nombre suffisant de descendants et d'assurer la conservation de toutes les lignées que pour avoir des conditions de milieu plus comparables et mieux connues, je me suis efforcé d'obtenir des élevages aseptiques de *Dr. ampelophila*.

Dès le début de cette tentative, une difficulté surgissait dont mes recherches antérieures et celles de BOGDANOW me montraient la vraisemblance. Même en supposant qu'il fut possible d'obtenir des organismes aseptiques et surtout d'en continuer l'élevage pendant de nombreuses générations, il fallait penser à trouver pour ces organismes une nourriture capable d'être utilisée par eux, dans les conditions nouvelles. Les larves aseptiques de *Calliphora*, obtenues par BOGDANOW, ne pouvaient se nourrir que de viande préalablement digérée. Peut-être une semblable préparation serait-elle nécessaire dans le cas des *Drosophiles*. Bien plus, une série de constatations m'avaient permis de supposer que l'aliment de ces Mouches et de leurs larves consistait essentiellement en certains microorganismes (Levures) qu'elles absorbent abondamment et digèrent, ainsi que le montre l'observation directe.

Ces difficultés d'ordre spécial se compliquaient de difficultés

d'un ordre plus général. Était-il vraiment possible d'élever aseptiquement des êtres vivants ?

La vie aseptique : Historique

A cette question nombre de grands esprits ont répondu par la négative. PASTEUR lui-même se montra persuadé que la vie aseptique était impossible. Il déclara à l'Académie des sciences que « depuis des années, il désirait voir un expérimentateur tenter d'élever un animal mis dans un air pur dès sa naissance avec une nourriture privée de germes, car il était convaincu que la vie dans ces conditions deviendrait impossible ».

Pourtant, depuis, toute une série de recherches expérimentales ont montré que cette opinion *a priori* n'était pas conforme à la réalité. Les premières expériences sont celles de THIERFELDER et NUTALL effectuées en 1895. Ces auteurs élevèrent aseptiquement de jeunes Cobayes mis au monde par opération césarienne. Ces animaux purent croître dans des conditions assez comparables à celles des animaux ordinaires. Malheureusement les difficultés de technique obligèrent les auteurs à interrompre leurs expériences au bout d'un temps très court (treize jours au maximum), ce qui en diminue la valeur démonstrative.

En expérimentant sur des Poussins provenant d'œufs stérilisés extérieurement et élevés dans des conditions aseptiques, SCHOTTELUS constata, par contre, que ces jeunes animaux vivant sans Microbes restaient petits et maigres, devenaient cachectiques et dépérissaient rapidement. Ils se développaient avec vigueur lorsqu'à leurs aliments on ajoutait une culture pure de Colibacille, résultats qui paraissaient indiquer l'action bienfaisante de Microbes indispensables.

Les recherches de M^{me} O. METCHNIKOFF sur les têtards de Grenouilles aboutirent à des conclusions analogues. Les têtards aseptiques ne mouraient pas immédiatement, mais ils restaient arriérés et étaient deux fois plus petits que les témoins. Des expériences de Moro sur des têtards de Crapauds donnèrent des résultats comparables. Les têtards aseptiques purent s'accroître, mais aucun ne put être conduit jusqu'à la métamorphose.

Cependant de très intéressantes observations de PORTIER (50)

tendent au contraire à montrer que certaines larves d'Insectes vivent naturellement dans des conditions aseptiques. Ce physiologiste s'adressa à des chenilles qui habitent l'intérieur des feuilles de diverses plantes. Ces Teignes, fort bien étudiées par RÉAUMUR, creusent des galeries dans le parenchyme foliaire dont elles se nourrissent et s'y trouvent ainsi protégées contre les risques de contamination par les Bactéries ou les Moisissures qui pourraient se trouver à la surface des feuilles. L'auteur, après avoir lavé les deux faces de la feuille avec de l'eau oxygénée au tiers, ouvrait la galerie avec une pointe rougie au feu et projetait la chenille, saisie avec une pince flambée, dans un tube de bouillon stérilisé. Dans ces conditions, certaines chenilles, telles que celles de *Nephtula* (N. du rosier), se sont toujours montrées stériles. Les chenilles de *Lithocolletis* (L. du Chêne, de l'Orme) furent trouvées aseptiques dans un tiers des cas. On peut toutefois émettre quelques doutes sur ces conclusions, à cause de l'existence possible de Microbes anaérobies ou de microorganismes incapables de se développer dans le bouillon simple.

En 1908, BOGDANOW (4) a publié le compte rendu de ses tentatives d'élevage aseptique des Mouches de la viande. Le procédé utilisé consista à stériliser les œufs par des lavages au sublimé, puis à les déposer sur de la viande stérilisée. Les larves qui éclosent dans ces conditions ne se développèrent qu'avec une extrême lenteur et, sauf de rares exceptions, n'atteignirent jamais la taille normale. Dans aucun cas, le développement n'aboutit à la formation de pupes. Par contre, la croissance larvaire se fit bien sur de la viande stérilisée à laquelle on avait ajouté, au préalable, de la trypsine ou une Bactérie protéolytique.

Tel était l'état de la question lorsqu'en 1908 j'entrepris, avec la collaboration de A. DELCOURT (13-14-15), de rendre aseptiques nos élevages de *Drosophila ampelophila*. En 1910, nos efforts étaient couronnés de succès et ce premier résultat fut l'objet d'une note que nous publiâmes en juillet 1910 (14).

Depuis, d'autres travaux sur cette question ont paru qui n'ont fait aucune mention ni de mes recherches publiées en 1907 sur les larves de Mouches de la viande, ni de la note publiée avec A. DELCOURT sur l'élevage aseptique des Drosophiles, en juillet 1910.

Ces travaux plus récents confirment d'ailleurs pleinement nos conclusions relatives à la possibilité de la vie aseptique.

En janvier 1911, E. WOLLMAN (59) publia, notamment, d'intéressantes expériences relatives à l'obtention de Mouches stériles de l'espèce *Calliphora vomitoria*. Les œufs étaient stérilisés au moyen de sublimé à 1/1000 ou à 4/1000 ou bien d'eau oxygénée à 10 volumes. Les œufs étaient transportés sur de la viande stérilisée à 115-120° pendant vingt minutes. Ces larves se développèrent, mais un grand nombre restèrent « arriérées » et moururent sans se transformer en pupes. Les différences individuelles furent d'ailleurs considérables. Même les larves dont la croissance fut la meilleure se montrèrent, pendant les premiers jours, peu actives, se promenant indifféremment sur la viande et les parois du tube. Cependant quelques-unes se mirent vraisemblablement à produire des ferments et finirent par atteindre la taille normale. WOLLMAN put ainsi obtenir quelques Mouches stériles, dont deux absolument naines. Reprenant les recherches de BOGDANOW, il constata combien le développement était plus rapide sur de la viande additionnée de trypsine ou de certains Microbes, tels que le *Bacterium coli*, le *Proteus vulgaris*.

Ces recherches, ainsi que celles de BOGDANOW, confirment pleinement les conclusions de mon travail sur les Mouches de la viande. Celles de WOLLMAN montrent notamment que si la plupart des larves sont incapables de digérer la viande par elles-mêmes, certaines peuvent cependant, au bout d'un certain temps, acquérir les sucs digestifs nécessaires. Ces différences individuelles sont très intéressantes et j'aurai souvent à fournir des exemples comparables au cours de l'exposé de mes recherches.

En 1912 enfin, COHENDY (11) reprenant les expériences de SCHOTTELIUS montra que, contrairement à l'opinion de cet auteur, on peut, à condition d'employer une technique convenable, élever de jeunes Poussins aseptiquement, pendant 15, 20, 30 et même 40 jours, sans que cette vie aseptique entraîne aucune déchéance de ces organismes.

Stérilisation des élevages de *Dr. ampelophila* ⁽¹⁾.

Deux méthodes au moins s'offraient pour tenter d'obtenir des élevages aseptiques de la Mouche choisie comme objet d'expérience. La plus naturelle et aussi la plus rapide consistait à stériliser des œufs, au moyen d'un antiseptique. C'est celle qu'avait utilisée BOGDANOW dans ses recherches, et que j'avais employée pour les œufs de *Lucilia* et de *Calliphora*. Je commençai par l'appliquer au cas des Drosophiles, en plongeant des œufs, pendant un temps varié, dans une solution de sublimé à 1 p. 1000 ou de permanganate de potasse à 1 p. 1000 ou dans l'eau oxygénée à 10 volumes. Ces essais, d'ailleurs difficiles en raison de la petitesse des œufs, n'ont peut-être pas été continués avec beaucoup de persévérance, car ils donnèrent des résultats peu encourageants. Le sublimé tuait nettement les œufs, alors que certains microorganismes persistaient ; même résultat fut obtenu avec les solutions de permanganate. L'eau oxygénée se montra moins toxique, mais les larves qui éclorement, placées sur de la purée de pommes de terre stérilisée, errèrent lentement à la surface de ce milieu et moururent au bout de 2 ou 3 jours sans s'être aucunement développées. La suppression des Microbes était bien obtenue, mais mes connaissances relativement à la nourriture utilisée par les Drosophiles étaient alors trop peu avancées pour que je sache quel aliment leur offrir, qu'elles puissent assimiler.

Le passage brusque de l'état septique à l'état aseptique soulevait donc des problèmes que je ne pouvais résoudre ; il risquait ou d'amener une prompte disparition des individus aseptiques, ou, en supposant que je réussisse à les nourrir tant bien que mal, de déterminer dans la lignée une modification importante de la vitalité ou de la fécondité. C'est pourquoi je choisis une méthode beaucoup plus longue, mais plus sûre, qui me permit tout en acheminant mes élevages vers l'état aseptique, d'étudier de plus près la nutrition des Drosophiles et la façon dont les microorganismes interviennent dans ce processus.

La méthode que j'ai employée n'est qu'une application à ce cas particulier des procédés d'enrichissement et d'isolement

(1) Travail effectué avec la collaboration de A. DELCOURT.

utilisés couramment en bactériologie. Lorsqu'on se trouve en présence d'un complexe microbien d'où l'on veut séparer telle ou telle Bactérie, on ensemence le produit sur des milieux où la Bactérie cherchée pousse électivement et on fait plusieurs passages successifs sur ces mêmes milieux ; on dilue ensuite la dernière culture dans de l'eau stérilisée et l'on part de cette dilution pour obtenir des colonies pures du Microbe étudié. Si on dilue suffisamment une culture en ensemençant par exemple 1 goutte dans 10 centimètres cubes d'eau, puis 1 goutte de cette émulsion dans une nouvelle quantité d'eau et ainsi de suite, on arrive à une dilution telle que si on ensemence en autant de tubes de culture un grand nombre de gouttes de cette dilution, on pourra arriver à ce que seulement 1 goutte sur 5, 1 goutte sur 10 contienne un germe et serve de point de départ à une nouvelle culture pure.

Mon plan a donc été : 1° après avoir étudié la flore d'un élevage donné, choisi parmi les moins contaminés, d'en faire passer aseptiquement les représentants sur une série de milieux stérilisés de façon à n'introduire dans le système aucun micro-organisme nouveau ; 2° d'utiliser, dans la mesure où cela ne nuirait pas à l'évolution de la Mouche, des milieux spéciaux afin de simplifier progressivement le complexe microbien et d'obtenir un élevage avec seulement un ou deux microorganismes, choisis parmi ceux paraissant les plus utiles ; 3° de laisser en route le ou les microorganismes en question en recueillant sur des milieux successifs la ponte de femelles transportées toutes les heures sur des milieux nouveaux. Les Mouches absorbant incessamment une nourriture stérilisée nouvelle, et quittant chaque milieu bien avant que les microorganismes qu'elles y ont déposés aient eu le temps de pousser, on pouvait espérer obtenir, à la longue, dans cer-



Fig. 1. — De gauche à droite : *a*, tube d'élevage ; *b*, obturateur ; *c*, baguette remplaçant l'obturateur, lorsqu'on veut presser sur la surface du milieu nutritif pour la rendre plus humide.

tains milieux, quelques œufs pondus dans des conditions aseptiques. C'est ce qui s'est en effet produit.

Technique. — Pour réaliser une semblable opération, il fallait avant tout mettre au point une technique permettant d'élever, de transporter, d'examiner aseptiquement les mouches en expérience. Cette technique après bien des tâtonnements a été obtenue, et c'est elle que je vais décrire tout d'abord.

1° *Récipients d'élevages.* — Les récipients utilisés sont de deux types ; pour obtenir des Mouches en grand nombre, j'ai utilisé des fioles coniques à fond plat de 1 litre à 3 litres de capacité. Sur le fond est disposé en une couche plus ou moins épaisse le milieu nutritif (marmelade de pommes, purée de pommes de terre) additionnée ou non de certaines substances. Dans ces fioles peuvent se développer plusieurs centaines ou même quelques milliers d'individus. Lorsque je désirais recueillir la descendance d'un couple, ou transporter fréquemment d'un milieu sur un autre une même femelle, j'employais des tubes à culture (forme tubes à essai, fig. 1, *a*) contenant soit de la marmelade de pommes, soit de la purée de pommes de terre, soit un fragment de pomme de terre, ainsi que cela se fait couramment en bactériologie. Pour maintenir ce dernier milieu suffisamment humide, je plaçais au fond du tube un tampon de coton imbibé d'eau. Le tube à étranglement pour cultures sur pommes de terre n'aurait pas convenu, car les Mouches ou les larves auraient pu tomber dans l'eau du fond du tube et s'y noyer. Tous ces milieux ont été stérilisés à l'autoclave à 120° pendant une demi-heure à une heure.

Fioles et tubes sont bouchés à l'ouate, mais d'une façon un peu spéciale. Une baguette de verre plein (fig. 1, *b*), présentant à sa partie supérieure un renflement, constitue l'axe autour duquel on enroule la bande de coton servant à confectionner le bouchon. Une fois ce bouchon en place, si l'on retire la baguette de verre ou *obturateur*, il reste un canal central perméable, dans lequel on peut introduire à nouveau la baguette ou n'importe quel tube de verre de même calibre. Le renflement conique de la baguette donne à l'orifice du bouchon une forme évasée qui facilite l'introduction des tubes ou baguettes utilisées.

2° *Transport aseptique des Mouches.* — J'ai employé pour transporter les Mouches, des tubes de verre (fig. 2) présentant

trois parties : une boule renfermant du coton destiné à arrêter les microorganismes de l'air et terminée à son extrémité libre par un goulot permettant d'y adapter un tube de caoutchouc; à la boule fait suite un tube large de 8 millimètres,



Fig. 2. — Tube de transport à orifice latéral ou terminal.

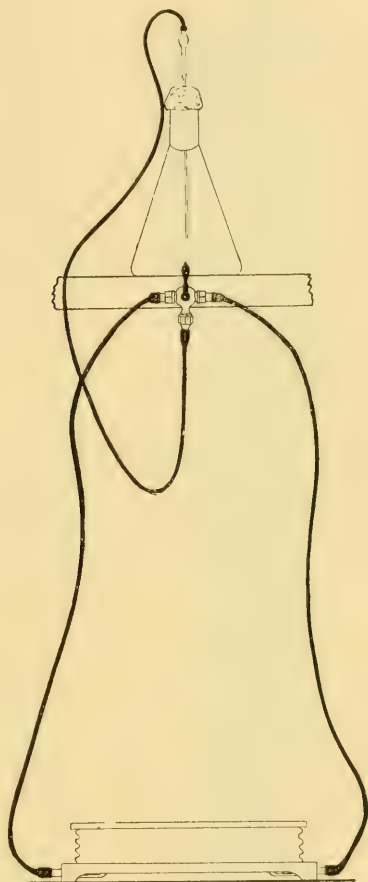


Fig. 3. — Schéma représentant l'ensemble de l'installation utilisée pour le transport aseptique des Mouches.

long de 3 à 4 centimètres environ, formant une chambre dans laquelle plusieurs dizaines de Mouches peuvent prendre place ; enfin ce tube est soudé à un tube plus fin ayant exactement le calibre de la baguette utilisée comme obturateur, long de 20 à

25 centimètres, et se terminant par une ouverture à bords rodés terminale ou par un œil latéral.

Le transport des Mouches se fait de la façon suivante : après avoir introduit le *tube de transport* dans un récipient d'élevage contenant des *Drosophiles*, on aspire les Mouches qui s'accumulent alors dans la partie élargie du tube de transport ; on cesse à ce moment l'aspiration, le tube est retiré du flacon d'élevage, puis introduit dans un récipient neuf où l'on fait pénétrer les Mouches en renversant le courant d'air, c'est-à-dire en soufflant au lieu d'aspirer.

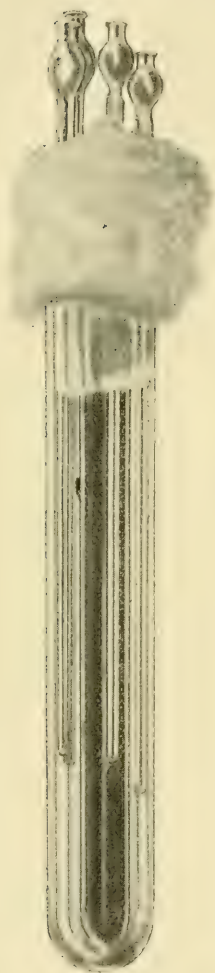
L'aspiration et le refoulement des Mouches se font au moyen d'une soufflerie à pied, reliée par un robinet à 4 voies, à un caoutchouc que l'on adapte lui-même au tube de transport (fig. 3). Suivant que l'on donne à la manette du robinet une situation verticale ou horizontale, les mouvements de la pédale ont pour effet de déterminer un courant d'aspiration ou de refoulement.

Les tubes de transport sont stérilisés dans des tubes de grand calibre par groupes de 5 ou 6 (fig. 4). Les tubes de transport traversent le bouchon de coton de ces tubes et peuvent en être retirés au fur et à mesure des besoins.

Chaque opération de retrait d'un obturateur ou d'introduction d'un tube de transport se fait le bouchon de coton du tube d'élevage étant maintenu dans la flamme d'un bec Bunsen.

Fig. 4. — Gros tube servant à stériliser et à conserver les tubes de transport.

Pour mieux faire comprendre le détail de cette technique je vais décrire par temps successifs la façon dont on transporte des Mouches d'un récipient d'élevage A, dans un récipient B.



1^o On prend un des gros tubes, contenant les tubes de transport stérilisés, et on flambe le bouchon de coton que traversent ces tubes de transport.

2^o On flambe le bouchon de coton du tube d'élevage A; on en retire l'obturateur tout en maintenant le bouchon du tube A dans la flamme ou à son voisinage immédiat.

3^o On prend un tube de transport stérilisé et on l'introduit — toujours au milieu de la flamme — dans le bouchon du tube A, à la place de l'obturateur, jusqu'au niveau voulu. On laisse le tube de transport se refroidir.

4^o On place verticalement la manette du robinet et on donne quelques coups de pédale qui déterminent un mouvement d'aspiration. Il faut en quelque sorte viser les Mouches avec l'orifice terminal du tube de transport. L'œil latéral, que l'on peut diriger dans n'importe quel sens, en faisant tourner le tube de transport, permet de les recueillir sur les différents points de la paroi. Quelques secousses font descendre les Mouches situées trop haut jusqu'au niveau de l'ouverture du tube de transport. On peut d'ailleurs enfoncer plus ou moins profondément ce dernier dans le tube d'élevage, à condition de flamber le bouchon, lors de cette opération (pour ne pas introduire sans flambage les parties du tube laissées à l'extérieur et pouvant avoir reçu des poussières). Par ce procédé les Mouches sont rapidement aspirées et se trouvent réunies dans la partie élargie du tube de transport. Cet espace est fermé en haut par la boule de coton contenue dans le renflement.

5^o On cesse l'aspiration. Les Mouches restent dans la partie élargie du tube de transport à condition de maintenir cette partie en haut et dans la direction de la lumière (les Mouches sont retenues dans cette situation par leur géotropisme négatif et leur phototropisme positif). On flambe fortement l'obturateur qui avait été retiré au temps 2. On retire le tube de transport et — dans la flamme — on le remplace par l'obturateur flambé. Le tube A se trouve ainsi fermé à nouveau.

6^o On prend le tube neuf B. On retire son obturateur comme il a été dit au temps 2, et on introduit à sa place le tube de transport comme il a été dit au temps 3. Avant d'être introduite, la partie mince de ce tube, c'est-à-dire celle qui doit pénétrer en B, a été fortement flambée.

7^o On laisse refroidir le tube de transport; on place horizontalement la manette du robinet à 4 voies et on donne quelques coups de pédale. Le courant d'air inversé refoule les Mouches et les chasse dans le tube d'élevage B. l'air est stérilisé par son passage sur le filtre de coton stérile que renferme la boule du tube de transport.

8^o On retire le tube de transport et le remplace par l'obturateur flambé comme il a été dit au temps 5. Le tube B se trouve ainsi à nouveau fermé.

Ces manipulations paraissent au premier abord fort compliquées; avec un peu de pratique, elles deviennent cependant très simples. Je suis arrivé à effectuer facilement plusieurs transports en une minute et à manipuler aseptiquement des centaines et des milliers de Mouches par jour. Je ferai remarquer que ce procédé, rendu nécessaire pour éviter que des Mouches s'envolent, est supérieur à la technique d'ensemencement utilisée en bactério-

logie, puisqu'alors on ouvre complètement les tubes de culture pendant un certain temps et à plusieurs reprises. Ici le récipient est en somme toujours fermé et pendant les quelques secondes où le canal central du bouchon est ouvert (entre le retrait de l'obturateur et l'introduction du tube de transport ou inversement), cet orifice est constamment maintenu dans la flamme d'un

bec Bunsen. L'air qui pénètre dans le tube d'élevage est filtré, lors de l'aspiration, sur le bouchon de coton et pendant le refoulement, sur le tampon de coton du tube de transport. La valeur de cette méthode ressort du fait que, pendant cinq ans, j'ai manipulé ainsi des centaines de mille de Mouches aseptiques sans avoir pour ainsi dire jamais eu de contaminations accidentelles.

Il restait à concilier cette méthode de transport avec un procédé permettant d'examiner attentivement les mouches et à un grossissement suffisant. Il fallait pour cela en assurer l'immobilisation sans toutefois les faire sortir de leur enceinte aseptique. Dans ce but, j'ai employé des tubes de transport dont la partie élargie est aplatie de façon à présenter deux faces à peu près planes (fig. 5). De plus cet aplatissement est fait de telle manière que l'espace entre les deux faces va en diminuant progressivement. La section perpendiculaire de cet espace a donc la forme d'un triangle allongé dont le sommet aigu se trouve du côté du renflement contenant le tampon de coton. En aspirant une Mouche dans ce tube d'examen, celle-

ci entraînée par le courant d'air est légèrement coincée entre les deux faces de plus en plus rapprochées et se trouve par suite immobilisée. Il suffit alors de placer cette partie du *tube d'examen* sous l'objectif d'une loupe binoculaire pour pouvoir examiner, tout à son aise, sur toutes les faces et avec de forts grossissements, les Mouches en question. L'examen terminé, il n'y a qu'à renverser le courant pour chasser la Mouche et la refouler

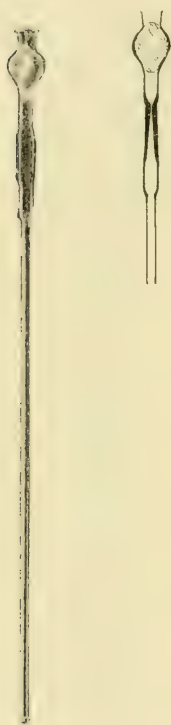


Fig. 5.—Tubed'examen vu de face et de profil.

dans le récipient d'élevage où elle se trouvait primitivement. Il va sans dire que l'introduction et le retrait de ces tubes d'examen se fait exactement comme pour les tubes de transport ordinaires et qu'ils peuvent remplacer ces derniers pour le transport isolé des Mouches examinées individuellement.

Passage d'élevages septiques à des élevages sur une Levure en culture pure. — Disposant de plusieurs lignées de Drosophiles transportées aseptiquement, suivant le procédé que je viens de décrire, sur des milieux stérilisés, constitués par de la marmelade de pomme et de la purée de pomme de terre, je commençai par étudier la flore que chacune de ces lignées transportait avec elle de récipient en récipient. Je ne décrirai pas toutes les constatations que j'ai faites alors, ayant d'ailleurs négligé bien souvent de poursuivre l'identification des formes trouvées. Je me contenterai d'indiquer la présence de nombreuses Moisissures (*Mucor*, *Oospora*, *Penicillium*, *Aspergillus*), de Levures (*Mycoderma aceti*, *Saccharomyces*), de Bactéries diverses (*B. mesentericus vulgatus*, *B. aceti*, *M. prodigiosus*... etc.).

Parmi ces différentes lignées, je choisis celle qui me parut la moins riche en microorganismes. Les cultures faites sur bouillon, gélatine, gélose et pomme de terre montrèrent l'existence de *Penicillium glaucum*; *Oospora* sp.? *Saccharomyces*, *B. aceti* et d'un Bacille indéterminé. Je commençai par essayer de me débarrasser du plus dangereux de ces microorganismes, du *P. glaucum*. Pour cela je mis à profit l'observation que j'avais faite que ce Champignon prospérait mal sur les milieux contenant du vinaigre ou de l'acide acétique.

Je relate ici, en mettant entre parenthèses les numéros des bocalx et des fiches correspondantes, l'histoire de cette lignée (I).

1^{re} étape. — Les Mouches capturées dans une vinaigrerie le 5 novembre 1909, élevées sur marmelade de pommes (477) et ayant apporté avec elles les microorganismes que j'ai décrits, furent transportées le 11 novembre, au nombre de 300 environ, sur de la marmelade de pommes additionnée de vinaigre (485) (50 grammes par litre). L'examen du milieu montra l'existence des mêmes microorganismes que précédemment, mais les filaments mycéliens de *Penicillium* présentaient des traces de dégénérescence. Cette Moisissure ne put fructifier et ses filaments se divisèrent en éléments rectangulaires, souvent vides de protoplasma ou présentant des altérations variées. Les Mouches furent ainsi transportées de milieu vinaigré en milieu vinaigré pendant quelques générations. Le 9 avril, 30 de leurs descendants

furent placés dans une fiole contenant, au lieu de marmelade, du coton stérilisé imbibé de vinaigre stérilisé, puis ensemencé avec une culture pure de *B. aceti* (677). Un couple témoin, placé sur pomme de terre (678) apporta avec lui des Moisissures et des Levures qui se développèrent abondamment. Les Mouches de 677 furent laissées pendant dix jours sur le vinaigre, dont les ensemencements ne donnèrent que du *B. aceti*. Le 19 avril, les 27 survivantes furent isolées et réparties une par une dans 27 tubes (701 à 727) renfermant divers milieux nutritifs stérilisés. Dans certains tubes, les Mouches moururent sans laisser de descendants. Parmi ceux où se développèrent des larves, on trouva, suivant les cas, de la Levure et du ferment acétique avec ou sans Moisissure blanche ou verte. Cette dernière se présentait d'ailleurs sous forme de filaments en voie de dissociation. Dans un des tubes (723) où le milieu nutritif était de la purée de pommes de terre additionnée, avant stérilisation, de vin et de vinaigre, on ne trouva que des Levures en sporulation et du ferment acétique. Le Bacille indéterminé et les Moisissures se trouvaient donc éliminés.

Les observations faites entre temps avaient montré que les larves et les Mouches paraissaient se nourrir moins du milieu nutritif lui-même (marmelade, pommes de terre, vinaigre) que des microorganismes et principalement de la Levure qui se développaient sur ces milieux. La rapidité de croissance des larves sur les divers milieux était fonction de l'intensité de la culture de la Levure sur ces milieux. Les coupes de larves montraient l'intestin bourré de Levures, à divers stades de digestion. Je fus donc conduit par ces observations à tenter d'obtenir des élevages sur Levure pure, en éliminant le *B. aceti*.

2^e étape. — Pour cela la femelle pondreuse de 723 fut transportée le 14 mai, sur un milieu artificiel (810) où se développèrent des larves et où on trouva encore de la Levure et du ferment acétique. Le 4 juin, un couple de ses descendants, nés en 810, fut mis sur pomme de terre en tube (874), puis fut transporté chaque jour du 13 au 18 juin sur une nouvelle pomme de terre. Les préparations indiquèrent la présence, dans tous ces tubes, de Levure et de quelques Bacilles de plus en plus rares. Le 19 juin, la femelle fut transportée sur une pomme de terre en tube que l'on avait préalablement ensemencée avec une culture pure de la même Levure que celle dont la Mouche était infestée. Ce transport fut renouvelé le lendemain à 10 heures du matin (922) puis à 6 heures du soir (925). Le 21, nouveau transport sur un milieu semblable de pomme de terre préalablement ensemencée de Levure pure, mais la Mouche mourut par accident (926).

Dans le tube 925, cette Mouche avait déposé des œufs qui donnèrent des larves, puis des imagos. Les Mouches écloses dans ce tube furent transportées le 11 juillet sur divers milieux dans lesquels elles n'apportèrent que de la Levure en culture pure; la 2^e étape était ainsi franchie. Ces Mouches à Levure pure furent mises en reproduction, en grand, sur de la purée de pomme de terre, de juillet 1910 à mai 1911.

Tous les élevages, réalisés dans ces conditions, contrastaient

singulièrement, par l'intensité et l'uniformité de leur développement avec tout ce que j'avais obtenu précédemment. Plus de ces récipients où des générations entières mouraient étouffées par les Moisissures et les Bactéries de la putréfaction, développant des odeurs exécrables; plus de ces élevages soufreteux dans lesquels les femelles mouraient après avoir laissé quelques descendants dont bon nombre n'arrivaient pas au terme de leur développement. Au contraire, j'obtenais des Mouches grosses et vigoureuses, vivant et pondant régulièrement pendant deux à trois mois, à 24°. A cette température, les larves évoluaient en 12 jours et la quasi totalité des descendants aboutissaient à l'imago. Ce premier résultat fut des plus encourageants.

2^e partie. — Passage d'élevages avec levure pure aux élevages aseptiques. — Il fallait maintenant essayer de laisser en route la Levure en culture pure et d'obtenir des Mouches réellement aseptiques. Pour cela il était nécessaire au préalable de fournir aux Mouches un milieu nutritif sur lequel elles puissent prospérer. Persuadé que la Levure vivante constituait la partie essentielle de leur alimentation, je préparai des milieux constitués par une dilution de Levure de bière légèrement autolysée et stérilisée et par du coton hydrophile. En juillet 1910, des Mouches à Levure pure furent isolées et transportées sur une série de milieux ainsi préparés. Ce milieu se montra très favorable au développement des Mouches et très défavorable à celui de la Levure vivante. Après un grand nombre de passages sur Levure, les Mouches furent transportées — toujours individuellement — sur de la pomme de terre. Quelques-unes, bien qu'elles aient abondamment pondu, ne déterminèrent la culture d'aucune Levure sur ces pommes de terre. Des larves purent bien éclore, mais elles errèrent à la surface de la pomme de terre sans se nourrir et moururent. Ces Mouches sans Levure furent alors transportées sur de nouveaux milieux à base de Levure stérilisée et donnèrent une descendance qui se montra aseptique (fin juillet 1910).

Obligé d'abandonner momentanément ces recherches, je fus dans l'impossibilité de suivre plus loin cette lignée aseptique. En mai 1911, je cherchai à nouveau, en partant de mes *Drosophiles* sur levure en culture pure, à réaliser des élevages aseptiques.

Pour cela, des Mouches qui se développaient avec Levure pure, sur

pomme de terre (1146), furent réparties le 18 mai, isolément ou par groupes de 15 à 20, dans 13 tubes renfermant de la Levure de boulangerie stérilisée, sur coton. Ces Mouches furent transportées chaque jour dans de nouveaux tubes de levure stérilisée du 18 au 20 mai. Le 21 mai toutes les femelles furent isolées et réparties dans autant de tubes de levure stérilisée, et transportées tous les jours dans de nouveaux tubes. A partir du 22 mai, on examina attentivement, au moyen de cultures sur carotte ou pomme de terre ou sur gélose sucrée, la flore des tubes pour savoir s'ils contenaient ou non la Levure vivante apportée par les mouches. De temps en temps, j'intercalais entre deux tubes à Levure stérilisée, des tubes à pomme de terre servant d'indicateurs. Dans tous ces tubes, les femelles, pendant leur passage, déposèrent des œufs fécondés. Les descendants nés dans tous ces récipients, furent recueillis un à un, au fur et à mesure de leur éclosion et isolés dans autant de tubes où on examina leur état aseptique ou non.

L'étude, tant des milieux de passage des diverses femelles, que des descendants nés dans ces milieux, montra que certains contenaient encore la Levure vivante, tandis que d'autres en étaient dépourvus. Le tableau suivant indique comment, pour 9 femelles prises en exemple, la stérilisation des pontes fragmentées par les transports effectués toutes les 24 heures s'est trouvée réalisée ; les chiffres gras correspondent aux tubes où on observa la présence de levure vivante.

DATES	Numéros des passages successifs								
23 Mai	1253	1248	1243	1251	1247	1242	1245	1254	1244
24	1256	1257	1258	1259	1260	1261	1262	1265	1266
25	1274	1267	1270	1273	1275	1276	1277	1268	1267
26	1284	<i>morte</i>	1282	<i>morte</i>	<i>morte</i>	1285	1278	1280	1281
27	1291		1290			1286	1289	1288	1292
28	1299		1298			<i>morte</i>	1297	1296	1300
29	1306		1305				1304	1303	1307
30	1312		1311				1310	1309	1313 ⁽¹⁾
31	1327		1326				1325	1324	
1 Juin	1339		1338				1337	1336	
2	1353		1352				1351	1350	
3	1359		1355				1356	1357	
4	1366		1364				1362	1365	
5	1382		1380				1378	1381	
6	1419		1417				1415	1418	
7	1436		1432				1433	1435	
8	»		»				<i>morte</i>	»	
9	1357		1455					1456	
11	1530		1511					1510	
13	»		1532					1531	
14	»		»					<i>morte</i>	

(1) A partir de 1313 la ♀ ne pond plus que des œufs non fécondés.

Comme on le voit, tandis que dans certains cas, dès le troisième passage (23 mai), toutes les progénitures furent aseptiques, dans d'autres cas la femelle déposa tantôt des œufs aseptiques, tantôt des œufs accompagnés de quelques cellules de Levure, qui se multiplièrent ensuite. Un cas typique est celui d'une Mouche qui, après avoir pondu des œufs aseptiquement pendant 15 jours (1235 à 1415), mourut le seizième (en 1433) et dont le cadavre devint le point de départ d'une culture de Levure.

Les descendants aseptiques issus des pontes de ces femelles furent isolés, contrôlés, puis accouplés et mis en reproduction sur Levure de boulangerie stérilisée. Ce milieu qui convient admirablement bien au développement des *Drosophiles* aseptiques est préparé de la façon suivante : 300 grammes de Levure du commerce, comprimée en pains, sont délayés dans l'eau jusqu'à obtention de 1.000 centimètres cubes du mélange. Cette émulsion est versée sur du coton hydrophile (10 centimètres cubes de dilution et 1 gramme de coton dans les tubes d'élevages ; 250 centimètres cubes et 15 grammes dans les fioles coniques à fond plat). Le récipient d'élevage ainsi garni est alors stérilisé à 120°.

Contrôle de l'asepsie des élevages. — Le contrôle de l'asepsie des élevages ainsi obtenus a été effectué avec le plus grand soin.

Des larves, des pupes et des Mouches ont étéensemencées et écrasées dans les milieux suivants : bouillon peptoné, gélatine coulée en boîtes de Petri, gélose ordinaire, gélose glucosée et maltosée, pomme de terre, carotte, sérum coagulé. Les tubesensemencés ont été, soit laissés à la température ordinaire (15 à 20°), soit mis en étuve à 24° et à 37°. Tous sont restés aseptiques. Dans un mortier stérilisé, des larves et des Mouches ont été broyées aseptiquement puis introduites dans des tubes de bouillon ou de gélatine. Après mélange intime, ces liquides ont été aspirés et scellés en pipettes de Roux, maintenues à 20°, 24° et 37°. Aucune culture anaérobie ne s'est manifestée.

La conclusion était donc formelle : les élevages essayés se trouvaient bien en état aseptique.

Conclusion. — Les lignées aseptiques ont été maintenues

régulièrement en cet état de mai 1911 à juillet 1914. Ceci représente plus de 80 générations dont chacune a été constituée par plusieurs centaines d'individus. Jamais une plus complète démonstration n'a été fournie de la possibilité pour des organismes animaux de mener une vie aseptique. Tandis que les expériences, faites sur ce sujet, avaient simplement montré qu'il était possible de faire vivre aseptiquement des animaux pendant quelques jours, ou même d'obtenir le développement complet de quelques individus (expériences de WOLLMAN), mes recherches indiquent péremptoirement que *cette vie aseptique peut être maintenue pendant une très longue suite de générations et pour des milliers d'individus, sans qu'il en résulte aucune suite fâcheuse pour leur développement, leur nutrition, leur fécondité*. Bien au contraire les élevages aseptiques ont montré une régularité d'évolution, une fécondité qu'aucune autre condition n'avait permis d'obtenir. On peut dire que dans ces conditions — les causes de mort accidentelle (Mouches noyées, larves coincées ou écrasées) étant écartées — tout œuf fécondé aboutit à une Mouche capable de se reproduire.

Il est par contre bien évident que cette expérience ne peut être réalisée que si l'on dispose d'une technique impeccable et si l'on peut offrir aux organismes aseptiques la nourriture qui leur convient alors. Placées en effet sur les milieux qui leur suffisent en état septique, tels que marmelade de pommes, pommes de terre, les *Drosophiles* aseptiques sont incapables de s'en nourrir et d'atteindre le terme de leur développement.

C'est en étudiant le comportement des *Drosophiles* aseptiques sur différents milieux nutritifs comparés à la Levure stérilisée qui est le milieu optimum, que j'ai pu faire de fructueuses expériences, dont je parlerai plus loin, sur la fécondité de ces Mouches. Le milieu levure stérilisée représente, en effet, pour les Mouches aseptiques un milieu nutritif très constant, dans lequel on n'a plus à craindre l'intervention de toutes les perturbations liées au développement successif des microorganismes et aux transformations chimiques ou physiques que leur présence provoque dans le substratum nutritif et dans la composition de l'atmosphère des récipients. Je ne saurais trop le répéter, après avoir élevé des *Drosophiles* dans tant de conditions différentes, je puis affirmer que l'élevage aseptique pratiqué de cette ma-

nière est supérieur à tous les procédés que j'ai pu essayer et à tous ceux que d'autres auteurs ont utilisés pour leurs recherches sur le même organisme.

Précision des autres conditions d'élevage. — Dès le début de ces recherches, je me suis attaché à préciser, dans la mesure du possible, les conditions d'élevage autres que celles tenant à la nature du milieu nutritif. Cette précision atteint nécessairement des degrés différents, suivant le facteur externe que l'on considère.

Température. — Les élevages ont tous été maintenus dans des étuves réglées à 23° ou 24°, à 1° près. Un thermomètre enregistreur placé dans l'étuve a enregistré régulièrement la température, pour le cas où des variations accidentelles seraient survenues. Pour certaines expériences, j'ai utilisé des étuves qui étaient réglées à 20° ou à 30°. En somme, l'obtention de températures constantes, grâce à des étuves bien conditionnées et munies de bons régulateurs, ne présente aucune difficulté spéciale.

Humidité. — Il est par contre très difficile d'obtenir des conditions d'humidité absolument constantes. Pour rendre aussi petits que possible les écarts de degré hygrométrique, j'ai pris les précautions suivantes. Le plancher des étuves est constitué par une cuve en cuivre dans laquelle une couche d'eau est maintenue sous une épaisseur constante, grâce à un réservoir à niveau constant. Le couvercle de la cuve est percé de trous que l'on peut ouvrir, ouvrir partiellement, ou fermer en déplaçant latéralement, au moyen d'une glissière, une deuxième plaque également percée de trous disposés de la même manière. Si les trous des deux plaques coïncident, les orifices sont complètement ouverts, si au contraire on déplace latéralement la plaque supérieure, les orifices sont de plus en plus réduits jusqu'à fermeture totale. Ce dispositif permet de régler la teneur en vapeur d'eau de l'étuve.

J'ai d'autre part pris les plus grandes précautions pour que les tubes d'élevages renfermassent toujours la même quantité relative d'eau et de matériaux solides. Chaque tube ou fiole recevait une quantité identique de coton, une même quantité de la dilution de levure faite à un taux constant. La stérilisation a toujours été effectuée dans des conditions aussi constantes que possible. D'ailleurs des pesées effectuées sur un grand nombre

de tubes avant et après la stérilisation ont montré que la perte d'eau d'ailleurs très faible, consécutive à ce traitement, ne présentait d'un tube à l'autre que des écarts insignifiants.

Souvent la surface du milieu nutritif se trouve plus sèche que la partie plus profonde, surtout dans les cas où l'ébullition qui se produit pendant la période où on laisse fluer la vapeur de l'autoclave a un peu dissocié le coton servant de support à la dilution de Levure. Pour remédier à cet inconvénient, j'ai remplacé l'obturateur par des baguettes de verre de même calibre (fig. 1, c), mais plus longues, grâce auxquelles on peut presser sur la surface du coton, l'égaliser et lui donner le degré d'humidité convenable.

L'atmosphère des récipients, maintenus en étuve, se trouve à peu près saturée de vapeur d'eau pour la température considérée, mais il suffit de changements très légers pour produire immédiatement la condensation d'une partie de la vapeur d'eau sur les parois. Si par exemple on sort un bocal de l'étuve à 24°, et qu'on le transporte dans le laboratoire à 18° ou 20°, pour l'examiner, il se fait très rapidement un dépôt interne de buée et toujours sur le côté faisant face à la fenêtre (rayonnement calorifique plus intense ?) Dans l'étuve même, il arrive que toutes les fioles présentent un dépôt d'eau condensée sur les faces orientées dans le même sens. Il est impossible de supprimer ces inégales répartitions, car le rayonnement calorifique sur les côtés faisant face aux tuyaux chauffants des parois n'est pas le même que sur ceux tournés vers le centre de l'étuve ou vers la porte.

Eclairage. — L'influence de ce facteur paraît tellement faible, eu égard à d'autres conditions, qu'au début de mes essais je n'ai pas cherché à le préciser. Les étuves se trouvaient placées dans des endroits sombres, peu éclairés. Il est d'ailleurs extrêmement difficile de réaliser un éclairage uniforme des diverses parties d'un tube. Il faudrait utiliser pour cela une source artificielle de lumière (je ne disposais pas d'électricité au laboratoire où ces recherches ont été effectuées !) consistant en plusieurs lampes réparties sur une circonférence dont le tube d'élevage représenterait le centre. Il m'a paru beaucoup plus simple et sans inconvénient de faire mes élevages entièrement à l'abri de la lumière, en revêtant de papier noir les parois vitrées de l'étuve.

De cette façon du moins, j'avais, au point de vue considéré, des conditions constantes.

Composition de l'atmosphère. — Dans les élevages non aseptiques, surtout s'ils sont faits dans des récipients de petite capacité, fermés par un disque de verre ⁽¹⁾, les fermentations et putréfactions du substratum nutritif modifient profondément la composition de l'atmosphère des récipients. Il n'en est plus de même dans les élevages aseptiques. Le renouvellement de l'air peut se faire assez régulièrement à travers le bouchon de coton des fioles ou des tubes. Je ne me suis pas encore préoccupé de réaliser des conditions rigoureusement identiques d'aération. J'ai cependant fait établir des fioles à deux tubulures latérales situées à des niveaux différents de façon à pouvoir faire circuler dans toutes les fioles, par aspiration, de l'air ou un mélange gazeux de composition connue. Cette recherche est indiscutablement liée à la question de l'entretien d'une humidité constante.

C'est en utilisant ces conditions d'élevage et comme milieu nutritif la Levure stérilisée que j'ai obtenu avec les *Drosophiles* aseptiques un développement si rapide et si régulier que je l'ai pris pour type, comme terme de comparaison pour toutes les expériences ultérieures. Dans de semblables conditions, en effet, maintenues en étuve à 24°, toutes les larves s'accroissent rapidement, accumulent d'abondantes réserves et se transforment en pupes à la fin du cinquième ou au cours du sixième jour. Les pupes donnent toutes des Mouches qui éclosent le onzième ou douzième jour. Les Mouches aseptiques, transportées à chaque génération sur des milieux neufs, continuent à se reproduire régulièrement; pondant en moyenne 20 à 25 œufs par jour et vivent deux mois environ.

(1) Procédé utilisé par la plupart des auteurs qui ont élevé des *Drosophiles*.

VIII

**ÉLEVAGES DE DROSOPHILA AMPELOPHILA
SUR MILIEUX NUTRITIFS ARTIFICIELS
PRÉCISION CHIMIQUE DU MILIEU**

Il est incontestable que l'emploi de levure stérilisée pour la nutrition des *Drosophiles* aseptiques réalise des conditions d'élevage exceptionnellement bonnes : non seulement on peut dire que la totalité des individus — hormis les cas de mort purement accidentelle — se développent régulièrement, mais il est certain que le milieu nutritif possède une constance qu'aucun autre procédé d'élevage ne saurait égaler. J'aurais donc pu m'en tenir à ce degré de précision dans la connaissance du milieu et étudier l'influence des différents facteurs externes sur les *Drosophiles*, en même temps que j'aurais recherché la nature héréditaire ou non héréditaire des variations ainsi produites. En fait j'ai pu réaliser, dans ces conditions, d'intéressantes expériences relatives aux facteurs de la fécondité des Mouches, expériences que je relaterai dans un chapitre ultérieur.

Cependant le milieu nutritif constitué par la Levure stérilisée présente, eu égard au but que je poursuivais, deux défauts. D'abord sa constance n'est que relative : la Levure en pains que j'utilisais peut renfermer diverses impuretés provenant du milieu sur lequel elle s'est développée ; de plus elle peut présenter des différences assez grandes de composition suivant son âge, suivant notamment qu'elle est depuis plus ou moins longtemps en état de jeûne et consécutivement d'autophagie. Telle Levure, qui fraîchement récoltée renfermera beaucoup de glycogène, pourra n'en plus contenir après quelques heures d'inanition. D'autre part, la Levure est un aliment complexe qu'il faut employer tel quel, sans en connaître très exactement la composition et surtout sans qu'il soit possible d'en faire varier à volonté les éléments constitutifs.

Cette connaissance et cette maîtrise aussi complètes que pos-

sible des conditions du milieu que je m'étais proposé d'atteindre, je ne pouvais espérer l'obtenir qu'en réalisant des milieux nutritifs artificiels, fabriqués de toutes pièces en partant d'éléments connus. Une fois établie la liste des constituants nécessaires et suffisants, ainsi que leur utilisation dans la nutrition de l'organisme étudié, ce ne serait plus qu'un jeu d'introduire à volonté, et d'une façon raisonnée, des variations en plus et en moins dans la constitution qualitative et quantitative de ces milieux.

Cette entreprise qui, théoriquement, paraît assez facile à réaliser, se heurte pratiquement à des difficultés énormes. Sans doute, par l'usage combiné des cultures aseptiques et sur milieux chimiquement définis, M. MOLLIARD a pu réaliser, sur des végétaux, des expériences du plus puissant intérêt, mais toutes les tentatives de ce genre ont complètement échoué, en ce qui concerne les animaux. Il s'agit cependant d'expériences où l'on a utilisé des principes alimentaires qui sont loin d'être des produits aussi simples et aussi définis que ceux dont j'avais l'intention de me servir.

C'est ainsi que LUNIN, après avoir constaté que des Souris pouvaient être maintenues en vie très longtemps lorsqu'on les nourrissait exclusivement de lait, chercha vainement à remplacer cet aliment naturel par un mélange de ses éléments constitutifs ou de substances analogues. Il utilisa comme graisse et comme protéique, le beurre et la caséine, obtenues après précipitation du lait étendu d'eau par l'acide acétique. A ces substances il ajouta du sucre de canne et un mélange des sels normalement contenus dans le lait. Le milieu nutritif artificiel ainsi constitué fut accepté aisément par les Souris, mais celles-ci ne tardèrent pas à manifester des signes de déchéance et toutes moururent au bout de 20 à 30 jours.

Un autre expérimentateur, SONIN ⁽¹⁾, n'obtint pas de meilleurs résultats en essayant de nourrir des Souris avec un mélange de sérum de Cheval, de graisse, d'amidon, de sucre, de cellulose (destinée à éviter l'obstruction intestinale), de sels minéraux et d'un aliment ferrugineux.

(1) Cité d'après E. LAMBLING, *Précis de biochimie*, p. 475.

De même KNAPP (35) ne put réussir à maintenir en vie des Rats nourris avec un mélange d'albuminoïdes, de graisses, d'hydrates de carbone et de sels. Les animaux s'affaiblirent, beaucoup devinrent malades et tous moururent assez rapidement.

Au cours d'expériences faites sur les Pigeons, JACOB (31) fut également impuissant à faire vivre ces animaux en les soumettant à une alimentation artificielle, même en utilisant le gavage. Des Rats que le même auteur nourrissait avec un mélange de caséine, de graisse, de sucre, de sels et de cellulose, utilisés en proportions diverses et donnés à discrétion, ne vécurent que peu de temps, le maximum ayant été de 124 jours. Dans certains cas, ces Rongeurs présentèrent une diminution de poids régulière que rien ne put enrayer.

Un résultat un peu plus satisfaisant a été obtenu par RÖHMANN (51) en fournissant à des Souris une alimentation très complexe, formée de caséine, ovalbumine, vitelline, amidon de pomme de terre, amidon de blé, margarine et sels minéraux. Les jeunes Souris purent être maintenues assez longtemps en vie et même atteindre la maturité sexuelle, mais ces animaux demeurèrent d'une taille inférieure à celle des témoins et de plus ne donnèrent que des petits non viables.

Pensant que les mauvais résultats constatés dans les expériences de cet ordre pouvaient être dus à l'absence dans la ration alimentaire de certaines substances telles que les lipoïdes ou les nucléoprotéides, FALTA et NÖGGERATH (20) firent toute une série d'essais très intéressants, en nourrissant des Rats blancs avec diverses nourritures artificielles contenant ou non du nucléinate de soude, de la lécithine et de la cholestérine. Ces milieux artificiels comprenaient : comme albuminoïdes, l'ovalbumine très pure, la caséine pure, la séralbumine, la séroglobuline, la fibrine et l'hémoglobine ; comme graisses, celles du lard de Porc, purifiées par plusieurs dissolutions dans l'éther ; comme hydrates de carbone, l'amidon et le sucre de raisin ; comme sels, des mélanges de carbonate et phosphate de chaux, chlorure de magnésium, etc., ou les sels du lait obtenus par calcination, ou les sels du sérum de cheval. Les animaux acceptèrent volontiers cette nourriture et ne présentèrent pas de troubles intestinaux ; leur courbe de poids ne fléchit même que pendant les derniers jours. Cependant tous moururent, quelle que soit la ration ali-

mentaire, que celle-ci contienne ou non du nucléinate de soude et des lipoïdes. Les Rats nourris à la séralbumine moururent au bout de 51 à 53 jours, après avoir perdu les $\frac{3}{5}$ de leur poids initial. L'emploi des autres albuminoïdes permit une survie un peu plus longue, de 83 à 94 jours ; au moment de la mort les animaux n'avaient alors perdu que la moitié ou les trois quarts de leur poids. Pendant ce temps, des Rats témoins, nourris avec du lait de Vache, ou du lait en poudre, ou de la viande de Cheval maigre, continuaient à vivre normalement.

Il est bien difficile de dire à quoi sont dus les échecs de toutes ces tentatives de nutrition artificielle. L'insuffisance de la nourriture employée est-elle due à l'absence de quelque substance indispensable à la vie, même en petite quantité, que contiendraient les aliments naturels ? Ou bien faut-il admettre que les principes utilisés, du fait des manipulations subies pendant leur préparation, ont été modifiés au point d'avoir perdu de leur valeur alimentaire ou même d'avoir acquis un certain degré de toxicité ? La seule indication que l'on puisse tirer de la comparaison des diverses expériences est que les résultats paraissent avoir été d'autant plus mauvais que la nourriture était formée d'aliments plus simples et plus purs. A cette question se trouvent ainsi rattachées diverses constatations faites sur la nocivité de certains aliments trop purifiés. Des animaux ont, en effet, pu être maintenus en vie au moyen d'une alimentation exclusive avec du pain riche en son, tandis qu'il n'en est pas de même si on emploie du pain blanc, fait avec une farine très purifiée. Il semble qu'il y ait dans les aliments naturels certaines impuretés que l'on ne saurait exclure impunément de la ration alimentaire. Je reviendrai ultérieurement sur ce problème auquel certaines de mes expériences nous ramèneront.

On voit par cet exposé que le projet que j'avais formé d'élever aseptiquement des *Drosophiles* sur des milieux nutritifs artificiels risquait de se heurter à de graves difficultés. Mais on comprendra aisément l'intérêt qu'il y avait à tâcher de préciser les conditions nécessaires à la réalisation d'une semblable tentative.

Nécessité d'opérer avec des élevages aseptiques

Avant d'exposer le résultat de mes expériences, il est un fait que je tiens à mettre dès maintenant en relief : c'est qu'il eut été absolument vain de chercher à constituer des milieux nutritifs artificiels en opérant avec des *Drosophiles* septiques. L'obtention d'élevages aseptiques de ces Mouches était la préface nécessaire aux recherches ayant pour but d'étudier de plus près la constitution chimique du milieu nutritif.

Il est, en effet, facile de comprendre que tous les milieux artificiels que l'on peut imaginer conviennent nécessairement plus ou moins au développement des Microbes ou des Champignons qu'apportent avec elles les Mouches prises dans la nature ou provenant d'élevages septiques. Ces microorganismes ne sauraient être considérés comme indifférents puisque leur activité biochimique souvent considérable peut opérer dans le milieu nutritif des transformations de grande amplitude (fermentation des sucres, destruction des albuminoïdes avec production d'acides gras, d'acides amidés, d'éthers, de gaz, etc.). D'autre part, on ne saurait tenir pour négligeable la masse même formée par la culture de ces microorganismes : nous avons vu que les Levures constituaient pour la Mouche un excellent milieu nutritif et que ce sont ces Champignons qui, dans les conditions naturelles, représentent son principal aliment. Il est dès lors évident que tout milieu artificiel, incapable par lui-même d'assurer la nutrition des Mouches, paraîtrait cependant leur convenir parfaitement s'il permettait une culture abondante des Levures apportées par les *Drosophiles*.

En voici d'ailleurs la démonstration expérimentale :

Alors que je ne possédais pas encore de Mouches aseptiques mais seulement des élevages de Mouches avec une Levure vivante, en culture pure, j'essayai, pour orienter mes recherches ultérieures, divers milieux nutritifs artificiels. L'un d'eux, par exemple, composé de peptone, de glucose, de tributyrine émulsionnée et de sels minéraux (phosphate de chaux, de soude, de potasse, sels de magnésie, de fer, etc.), donna des résultats très encourageants. Les Mouches pondirent abondamment, les larves se développèrent régulièrement, quoiqu'un peu moins vite que

sur les pommes de terre servant de milieux témoins. La plupart d'entre elles se transformèrent en pupes et donnèrent naissance à des Mouches de belle taille. Celles-ci, transportées sur des milieux de même composition, y fournirent une deuxième génération assez abondante.

A la vérité, ces résultats si satisfaisants ne laissèrent pas de m'étonner, d'autant que je m'attendais à rencontrer d'énormes difficultés dans ces tentatives d'élevages sur milieux artificiels. Bien plus, même en introduisant dans ces milieux des modifications assez importantes dans la nature des protéiques, des graisses ou des sels minéraux employés, les résultats restaient assez comparables.

Cependant, en abaissant considérablement le taux de peptone ou même en supprimant cet élément, le développement des Mouches devenait misérable ou cessait. Sur milieu sans peptone, par exemple, les larves s'accroissaient très lentement pendant les premiers jours, puis mouraient bien avant d'avoir atteint leur taille maxima; exceptionnellement quelques-unes se transformaient en pupes très petites qui se desséchaient aussitôt. Au contraire, le développement se faisait de mieux en mieux, au fur et à mesure que l'on ajoutait des quantités croissantes de peptone (1, 2, 5, 10 p. 100).

De même, la teneur en glucose parut exercer une très grande influence. Très réduit sur des milieux sans glucose, le développement des Mouches devenait de plus en plus luxuriant à mesure que l'on ajoutait des quantités plus élevées de ce sucre (1, 5, 10, 15, 18 p. 100).

De ces expériences j'aurais pu, semble-t-il, tirer les conclusions suivantes : 1° qu'un milieu artificiel, composé de peptone, glucose, graisse et sels minéraux suffisait à assurer la nutrition des Mouches ; 2° que celles-ci utilisaient la peptone et le sucre et se nourrissaient d'autant mieux que ces deux substances leur étaient fournies en plus grande quantité.

Cependant, désireux de préciser toutes les conditions du phénomène, j'étudiai comparativement le développement de la Levure vivante, apportée par les Mouches, sur ces différents milieux et je me rendis nettement compte que ces milieux renfermaient une culture de Levure d'autant plus abondante qu'ils paraissaient être plus favorables au développement des Mouches. Ce fut même

cette constatation qui me conduisit à m'assurer d'une façon plus directe, de la valeur alimentaire de ces champignons pour les *Drosophiles*. Dans ces conditions, l'action favorisante du glucose, même en concentration élevée (18 p. 100), s'expliquait d'elle-même.

Lorsque plus tard j'essayai à nouveau les mêmes milieux artificiels, mais cette fois avec des Mouches aseptiques, les résultats furent totalement différents. Sur aucun de ces milieux, en effet, les larves aseptiques n'arrivèrent à se transformer en pupes. Toutes moururent d'une façon plus ou moins précoce, sans avoir pu accumuler de réserves dans leur tissu adipeux et sans avoir atteint en aucun cas, le terme de leur croissance. Sur les milieux dépourvus de peptone, la croissance des larves, qui paraît alors due surtout à une absorption d'eau, est infime, cesse au bout de 48 heures et la mort survient aussitôt après. L'augmentation du taux de peptone ne favorise le développement des Mouches que jusqu'à une certaine concentration optima (voisine de 4 p. 100), au delà de laquelle son action devient nuisible. Enfin, le glucose, loin de favoriser la croissance des larves, exerce une action inverse et d'autant plus marquée que sa concentration est plus élevée.

La comparaison entre les résultats de ces deux séries d'expériences faites, l'une avec des Mouches et une Levure vivante, l'autre avec des Mouches aseptiques, montre la nécessité absolue d'effectuer les recherches de cet ordre en utilisant des élevages aseptiques. Je laisse à penser les résultats que fourniraient de semblables expériences faites avec des Mouches élevées dans les conditions ordinaires, c'est-à-dire avec toute une flore variée et changeante de Bactéries, de Levures et de Moisissures !

On comprendra que, dans ces conditions, je laisse systématiquement de côté les très nombreux essais de milieux artificiels que j'avais entrepris avant d'avoir obtenu des Mouches aseptiques. Toutes les recherches que je vais rapporter ont, au contraire, été effectuées avec des Mouches aseptiques, transportées aseptiquement sur des milieux stérilisés.

Choix de la méthode à employer

En commençant ces expériences, j'avais à choisir entre deux procédés pour tenter de préparer un milieu nutritif artificiel, capable d'assurer la nutrition des *Drosophiles* aseptiques. L'un, le procédé synthétique, consistait à fabriquer de toutes pièces des milieux artificiels, en m'inspirant seulement des notions de physiologie générale de la nutrition et à les améliorer par une série d'approximations. L'autre, le procédé analytique, consistait à prendre pour point de départ le meilleur aliment naturel des *Drosophiles*, la Levure, et à essayer d'en séparer, par des opérations en série, les éléments chimiques reconnus indispensables.

Cette dernière méthode, en apparence la plus logique, se trouve être en réalité la plus difficile à suivre. Cela tient à notre ignorance, très grande encore, de la composition chimique de la Levure et à ce que les résultats d'analyse ne donnent que des indications très lointaines sur la façon dont les différents constituants sont unis ou associés. C'est ainsi, par exemple, que l'on a bien pu analyser les cendres de Levure et y doser les différentes bases (potasse, soude, chaux, magnésie) et les différents acides (chlore, acide phosphorique, acide sulfurique, etc...) mais cette analyse ne nous indique nullement à quels sels correspondent ces divers éléments. La reconstitution de ces principes minéraux est essentiellement délicate et hasardeuse. Certains éléments peuvent d'ailleurs provenir de la destruction de substances organiques complexes (albumines, lipoides) dont ils faisaient partie intégrante.

On sait de même que les Levures contiennent du glycogène, des graisses et des lipoides (présence de choline, provenant de l'hydrolyse des lécithines), mais la nature exacte de ces graisses, leurs quantités relatives n'ont été l'objet d'aucune étude systématique.

La connaissance des albuminoïdes de la Levure est encore des plus précaires. Ici aussi l'analyse nécessite l'emploi de procédés souvent brutaux de dissociation qui nous mettent en présence de termes que nous pouvons caractériser, mais dont le mode de groupement demeure inconnu. On a bien signalé la présence de divers acides amidés, de bases puriques, de bases hexoniques, etc.,

mais ce ne sont là que des indications fragmentaires plutôt que les résultats d'une étude approfondie et méthodique des constituants des matières protéiques des Levures. Récemment, il est vrai, en employant des procédés d'extraction moins violents, P. THOMAS (56), puis P. THOMAS et M^{me} S. KOŁODZIEJSKA (57), ont pu retirer de la Levure de bière deux substances albuminoïdes : l'une qui se rapproche de la caséine et qui renferme, comme bases hexoniques, de l'histidine, de l'arginine et de la lysine, l'autre, la *cérévisine*, véritable albumine végétale, assez semblable à la léguméline étudiée par OSBORN et qui est caractérisée par sa teneur remarquablement élevée en lysine. Si intéressantes qu'elles soient, ces recherches n'ont encore fourni que des résultats partiels.

Vouloir partir d'une connaissance approfondie de la constitution chimique de la Levure, pour réaliser d'après cela des milieux artificiels, aurait donc nécessité au préalable une étude chimique complète de la Levure, ce qui eut exigé un temps considérable, une installation et un matériel dont je ne pouvais disposer. C'est pourquoi j'ai d'abord cherché à réaliser des milieux nutritifs artificiels par la voie synthétique.

1^{re} série d'expériences : *Essais de constitution d'un milieu nutritif artificiel par voie synthétique*

S'il paraît simple, *a priori*, de constituer un milieu nutritif artificiel en mélangeant des représentants des principales catégories de principes alimentaires, cette opération se heurte cependant à de sérieuses difficultés. C'est que nous sommes encore très peu avancés en ce qui concerne la nature des éléments indispensables à la continuation de l'existence. Si l'on se reporte aux notions de physiologie générale de la nutrition qui avaient cours, il y a quelques dix ou vingt ans, il semble qu'il suffirait de fournir à un organisme de l'eau, des sels minéraux, un élément albuminoïde quelconque, des graisses et des hydrates de carbone pour qu'il fut capable, avec ces éléments, de continuer à édifier sa propre substance et pût couvrir toutes ses dépenses énergétiques. En réalité, les choses sont loin d'être aussi simples. C'est ainsi que certains minéraux sont susceptibles d'exercer une action considérable, même à des doses infinitésimales que l'on

serait tenté au premier abord de tenir pour négligeables. On discute encore pour savoir sous quelle forme certaines substances minérales doivent être présentées pour être facilement assimilables, si l'organisme les emprunte surtout à des sels minéraux ou à des sels organiques, ou encore à certains édifices moléculaires plus complexes (albuminoïdes, lipoïdes) dont elles font partie. Il n'y a que quelques années que l'on a commencé à se rendre compte de l'importance des lipoïdes dans les phénomènes vitaux et dans ceux de la nutrition en particulier. La valeur nutritive de bien des constituants des albuminoïdes est encore inconnue : on ne sait que depuis peu que le tryptophane paraît être indispensable à l'entretien de la vie. Les résultats sont encore très fragmentaires. Le cycle des transformations des bases puriques, celui des substances dites extractives, sont encore presque entièrement à étudier. Aussi ne faut-il pas s'étonner que les diverses tentatives d'alimentation artificielle, que j'ai rapportées au début de ce chapitre, n'aient abouti qu'à des insuccès.

À ces difficultés d'ordre général, s'ajoutait, dans le cas particulier d'animaux suceurs comme les larves de *Drosophiles*, celle tenant à la nécessité de n'utiliser que des produits solubles dans l'eau ou pouvant y être maintenus en fine suspension, et en tout cas n'étant pas modifiés dans leur état physique par un chauffage prolongé à 120°.

Malgré ces constatations peu encourageantes, j'entrepris un nombre considérable d'expériences, dont aucune ne fut, il est vrai, couronnée de succès, mais qui eurent l'avantage de préciser bien des faits et de préparer le chemin à une deuxième série de recherches opérées par voie analytique et qui furent plus fructueuses.

Expérience préliminaire. — Un des premiers milieux employés fut constitué très simplement en mélangeant à une solution de sels minéraux un représentant de chacune des trois catégories classiques de substances alimentaires. Comme protéique, j'utilisai la peptone Chapoteaut, très employée en bactériologie et qui est entièrement soluble dans l'eau, comme hydrate de carbone, le glucose, et comme graisse neutre, la tributyrine. Ce milieu (α 97) avait exactement la composition suivante :

Peptone	1 gr.
Glucose	1 gr. 5
Tributyrine	2 gouttes
Chlorure de potassium	0 gr. 2
Phosphate trisodique	0,2
Chlorure de magnésium	0,4
Phosphate monocalcique	0,1
Chlorure ferrique	0,01
Acide acétique cristal.	1 goutte
Eau distillée	Q. S. pour 100 cm ³ .

Les sels minéraux étaient dissous, à part, dans l'eau acidulée par l'acide acétique, de façon à maintenir les phosphates en solution, puis la quantité voulue du mélange minéral était ajoutée à la solution de peptone et de glucose. La graisse était ajoutée au dernier moment et mise en état d'émulsion par un secouage prolongé. 10 centimètres cubes de ce milieu étaient versés dans chaque tube de culture et l'on y introduisait aussitôt 1 gramme de coton hydrophile, servant à donner à ce milieu liquide une consistance suffisante. En même temps les mailles du coton retenant les globules graisseux contribuaient à maintenir à peu près stable l'émulsion.

Sur ces milieux stérilisés, des Mouches aseptiques furent transportées; en même temps des Mouches de même génération furent placées sur des tubes témoins, constitués par de la Levure de boulangerie stérilisée. Les élevages furent faits côte à côte dans la même étuve maintenue à 24°. De semblables témoins ont été ainsi constitués dans *toutes les expériences* que j'ai effectuées.

Voici quels ont été les résultats de ces essais. Tandis que les larves nées sur Levure s'accroissent normalement, aboutissant à la pupe au bout de 6 jours et à la Mouche le onzième ou douzième jour, les larves écloses sur milieu artificiel grossissent aussi, mais beaucoup plus lentement. Au début, il est vrai, cette croissance est assez rapide et les larves manifestent une grande activité, aspirant avec force le milieu nutritif. Bientôt cependant la croissance diminue, puis cesse; vers le dixième jour, les larves mesurent seulement le tiers ou la moitié de leur taille adulte. Elles sont minces et transparentes, leur activité diminue. Elles se promènent mollement à la surface du milieu, n'effectuant que de temps à autre des mouvements de succion ou restent immobiles pendant des heures, parfois dans les positions les plus diverses. Ces larves inertes ne se laissent distinguer des cadavres que par

les mouvements d'ailleurs très ralentis du cœur et de l'intestin. Souvent même, je n'ai pu m'assurer qu'il s'agissait de larves encore vivantes qu'en chauffant légèrement la paroi du tube contre lequel elles étaient collées. L'échauffement détermine alors des mouvements réflexes (mouvements des crochets buccaux, contractions du cœur, reptation) qui cessent aussitôt et la larve retombe dans son immobilité.

Quelques larves vivent ainsi jusqu'au vingt-cinquième ou trentième jour, mais la plupart d'entre elles meurent beaucoup plus tôt, certaines dès le onzième jour.

En résumé, sur un semblable milieu, bien qu'il soit activement absorbé, tout au moins au début, les larves sont incapables d'aboutir au terme de leur croissance et à la pupaison. Sans doute, il y a croissance, puisqu'elles passent de la taille de l'œuf à celle de 2 mm. 5 à 3 millimètres environ, mais cette croissance est lente, s'arrête bientôt et surtout ne s'accompagne pas de cette élaboration des réserves qui est indispensable à la continuation du développement.

Ce qui frappe le plus, en effet, dans ces larves élevées sur milieu artificiel, c'est leur extrême transparence. Toutes les larves sont, il est vrai, semblablement transparentes au moment de leur éclosion, mais, élevées sur Levure par exemple, elles ne tardent pas à devenir de plus en plus opaques, ce qui est dû à l'accumulation progressive de réserves, principalement de graisses, dans leur tissu adipeux. Les cellules adipeuses augmentent de volume, deviennent turgescentes, bourrées d'inclusions et leurs nappes pénètrent entre tous les organes larvaires. Sur les larves élevées en milieu artificiel, au contraire, les cellules adipeuses restent petites, formant les files ou les mailles d'un réseau qui est comme le squelette protoplasmique du tissu adipeux. Dans ces cellules qui n'augmentent pas de volume, aucune réserve n'est déposée ; cette absence totale de réserves entraîne la transparence extrême des larves élevées dans ces conditions. Cette question de l'élaboration des réserves du tissu adipeux est extrêmement importante et c'est d'elle que dépend toute la suite du développement.

Importance de l'élaboration des réserves du tissu adipeux : la question de l'origine des graisses

Les phénomènes de nutrition sont d'autant plus intéressants à suivre sur les larves de Mouches qu'ils s'y accomplissent avec une rapidité et une intensité prodigieuses. Ce fait paraît dans toute sa netteté quand on songe qu'au cours de ses recherches sur les Mouches de la viande, E. WEINLAND a trouvé qu'au bout de 5 jours d'existence, à 25°-30°, les larves pesaient 700 fois leur poids initial.

Dans cet accroissement, l'accumulation des réserves adipeuses entre pour une part très importante puisque dans certaines évaluations la quantité de graisse contenue dans les larves représente presque la moitié du poids sec. C'est ainsi que dans ses études sur une Mouche des cadavres, *Ophyra cadaverina*, F. TANGL (55) a obtenu les chiffres suivants :

	Poids soumis au dosage	Eau	Poids sec	Teneur p. 100 en Azote	Graisses	Cendres
Larves. . . .	0,0133	69,1	30,9	2,23	14,1	1,72
Pupes	0,0093	59,7	40,3	3,19	16,4	2,81
Mouches venant d'éclore . . .	0,0073	66,6	33,4	2,61	14,1	1,50

Les estimations fournies par E. WEINLAND (66) et faites sur *Calliphora vomitoria* donnent une teneur en graisse voisine du quart du poids sec. Ainsi sur 0,075 de pupes l'auteur trouva 68,4 p. 100 d'eau, 31,6 p. 100 de substances sèches dont 3,15 d'azote, 0,63 p. 100 de glycogène, 2,21 de chitine et 6,96 (8 p. 100 au maximum) de graisses.

J'ai effectué sur *Drosophila ampelophila* aseptiques quelques dosages qui donnent une proportion assez semblable de substances grasses. En recueillant un très grand nombre de larves de divers âges, j'ai obtenu 4 gr. 445 de ces organismes représentant un poids sec de 1 gr. 375. Le dosage des acides gras fut effectué après saponification totale par la soude, mise en liberté des acides gras par un excès d'acide chlorhydrique, extraction dans l'entonnoir à décantation par l'éther anhydre, évaporation, redissolution dans l'éther de pétrole et dessiccation à 55° pendant

8 heures. Je trouvai dans ce cas 0 gr. 220 d'acides gras, pour la plupart solides à la température ordinaire. Ce chiffre, qui représente les acides gras, plus l'insaponifiable (cholestérine), correspond évidemment à un chiffre plus élevé de graisses neutres.

Un semblable essai fait sur une quantité beaucoup plus petite, 0 gr. 625, de larves transparentes, élevées sur milieu artificiel contenant de la tributyrine, n'a donné, après évaporation de l'éther de pétrole, qu'un résidu insignifiant, 0 gr. 0027, formé d'acides gras liquides à la température ordinaire.

Avant de pratiquer ces dosages, les larves avaient été plongées dans l'eau — ce qui détermine l'expulsion réflexe du contenu intestinal qui aurait pu fausser les résultats — puis lavées à l'eau chaude et broyées.

Si l'évolution des larves de Mouches représente un cas d'accroissement d'une rapidité énorme, elle constitue donc en même temps un objet exceptionnel pour l'étude de l'élaboration des réserves adipeuses; cette étude effectuée chez des organismes aseptiques, élevés sur des milieux artificiels, paraît être particulièrement indiquée pour la solution du problème encore si controversé de l'origine des graisses animales. J'aurai à revenir sur ce sujet, lorsque j'établirai les différentes conclusions de mes recherches, mais je crois bon de résumer ici ce que l'on sait de cette question, pour faciliter l'intelligence de ce qui va suivre.

C'est naturellement aux graisses alimentaires que l'on a tout d'abord rapporté l'origine des graisses des organismes animaux. La réalité d'une semblable origine, indiquée déjà par PROUST et DUMAS, a été démontrée nettement par l'expérience. HOFMANX par exemple a fait jeuner des Chiens d'une façon prolongée, dosé alors les graisses de l'un d'eux pris comme témoin, puis nourri les autres avec des rations connues de viande et de lard. Pendant toute la durée de l'expérience les ingesta et les excreta furent soigneusement dosés, puis les animaux furent pesés, sacrifiés et on dosa la quantité de graisse qu'ils renfermaient à la fin de l'expérience. On constata une augmentation très nette de la quantité de graisse, augmentation telle qu'elle ne pouvait provenir de la ration albuminoïde (viande), en supposant qu'une semblable transformation fut possible. La graisse en excédent dérivait nécessairement de la graisse ingérée sous forme de lard.

On ne pouvait pas, en effet, admettre que cette graisse provint d'une dégénérescence des albuminoïdes mêmes du Chien, car cette transformation eut été accompagnée d'une excrétion énorme d'azote, excrétion dont l'analyse des urines ne montra nullement l'existence.

D'autres expériences, dont le principe est dû à KÜHNE, établirent, d'une façon encore plus nette et plus élégante, l'utilisation par l'organisme animal des graisses alimentaires pour l'édification de ses réserves adipeuses. On sait que les graisses de chaque animal sont normalement constituées par un mélange de graisses à acides gras plus ou moins élevés et ayant un point de fusion déterminé. La graisse de Mouton, très riche en stéarine, a un point de fusion plus élevé que la graisse de Chien. Celle-ci fond en effet vers 20°, celle-là seulement au-dessus de 50°. L'expérience consiste à faire jeuner un Chien, de façon à déterminer la consommation de la plus grande partie de ses réserves adipeuses, puis à lui faire ingérer des graisses étrangères, ayant une constitution et par suite un point de fusion très différents de ceux de ses graisses propres. C'est ainsi que des Chiens, amaigris par le jeûne, furent nourris d'une part avec de l'huile de lin qui est liquide à la température ordinaire, d'autre part avec de la graisse de mouton. Or à la fin de cette expérience due à LEBEDEF, tandis que les Chiens normaux avaient une graisse fondant vers 20°, celle du Chien nourri avec de l'huile de lin était encore liquide à 0° et celle du Chien nourri au suif ne fondait qu'au dessus de 50°. Il y avait donc bien eu absorption et fixation des graisses alimentaires.

Ces différentes recherches montrent donc indiscutablement que l'organisme animal peut, dans certaines conditions (jeûne prolongé), utiliser les graisses alimentaires et les fixer dans ses tissus, mais elles n'indiquent nullement que ce processus s'effectuât — dans les conditions normales — avec cette intensité et de la même manière. En effet, bien que nourri alors au moyen d'aliments et par suite de graisses très variées, l'animal maintient constante la constitution de ses graisses et ne se contente pas de fixer passivement dans ses tissus tous les corps gras de sa ration alimentaire.

Si les graisses animales peuvent provenir, pour une part au moins, des graisses alimentaires, il est non moins certain qu'elles

peuvent être formées aux dépens des hydrates de carbone ingérés. L'engraissement des animaux par une alimentation riche en féculents est un fait bien connu. En fournissant à des animaux des rations connues d'albumine, de graisses et d'hydrates de carbone, on a constaté que les quantités de graisses accumulées dans l'organisme étaient supérieures à celles qui auraient pu provenir des deux premières catégories d'aliments. L'origine de ce superflu ne pouvait être cherchée que dans une transformation des hydrates de carbone ingérés. La réalité de cette utilisation des hydrates de carbone a d'ailleurs été démontrée au moyen d'expériences plus compliquées, mais dans le détail desquelles je ne crois pas utile d'entrer, puisque le fait qui nous intéresse est acquis, à savoir l'élaboration, pour une part au moins, des graisses animales aux dépens des hydrates de carbone.

Une troisième hypothèse, concernant l'origine des graisses de l'organisme, consiste à faire dériver ces substances des matières protéiques. Un des principaux arguments que l'on a invoqué en faveur d'un semblable processus résulte du phénomène de dégénérescence grasseuse que l'on observe dans le cœur, le foie, les muscles, sous l'influence de certaines substances toxiques, phosphore, arsenic, chloroforme, alcool, etc. Le terme de dégénérescence vient de ce que l'on considère cette apparition de graisse comme provenant d'une transformation sur place des protéiques cellulaires. Or cette interprétation ne paraît pas conforme aux résultats de certaines expériences. C'est ainsi que ROSENFELD a établi que la graisse déposée dans le foie, sous l'influence d'une intoxication par le phosphore, est nulle chez les animaux très amaigris et qu'elle se trouve d'autant plus importante que l'animal était primitivement plus gras. Cela veut dire que le foie ne deviendrait gras que dans la mesure où l'organisme dispose de graisses, ce qui fait penser que le phénomène pourrait bien n'être que le résultat d'un simple transport des réserves adipeuses pré-existantes, correspondant à une localisation nouvelle et pathologique de ces substances. On peut se rendre compte, en effet, que la soi-disant dégénérescence grasseuse ne s'accompagne pas d'une augmentation de la quantité totale de la graisse contenue dans le corps. Si on maintient au jeûne deux animaux très semblables dont l'un reste sain et avec un foie normal, tandis que l'autre est intoxiqué par le phosphore et acquiert un foie

gras, on trouve que la quantité totale de graisse est la même chez les deux animaux. Il n'y a donc pas eu production de graisse nouvelle dans le foie. Une démonstration encore plus directe de ce fait a été fournie par l'expérience suivante. On fait maigrir des Chiens puis on les engraisse au suif (nous avons vu que dans ces conditions les réserves adipeuses se reconstituent aux dépens du suif, mais avec les caractères nouveaux de cette graisse étrangère). Si, à ce moment, on détermine l'engraissement hépatique, par la phloridzine, la graisse trouvée dans le foie présente elle aussi le point de fusion élevé correspondant à la graisse de mouton. Il n'en serait nullement ainsi si la graisse hépatique provenait d'une dégénérescence des protéiques cellulaires; cette graisse résulte donc bien du transport dans le foie des réserves adipeuses du reste de l'organisme.

Une autre démonstration de l'origine des graisses aux dépens des substances protéiques, basée sur les célèbres expériences de VOIT et PETTENKOFER, a été longtemps regardée comme ayant une valeur indiscutable. Ces physiologistes nourrissaient des chiens exclusivement avec de la viande et dosaient soigneusement les rations ingérées et tous les excréta (féces, urines, air expiré). Dans ces conditions, ils constatèrent que l'on retrouvait bien à la sortie tout l'azote qui était entré, mais qu'une partie du carbone contenu dans les albuminoïdes de la viande ne se retrouvait pas, ce qui ne pouvait s'expliquer que par une fixation de cet élément dans l'organisme sous forme de graisses.

Ces conclusions ont cependant été vivement combattues par PFLÜGER qui a nettement démontré que les résultats de VOIT et PETTENKOFER provenaient d'une fausse estimation de la quantité de carbone contenue dans la viande ingérée, et que cette teneur est inférieure à celle qu'ils avaient prise pour point de départ. Une fois ces chiffres rectifiés, la quantité de carbone soi-disant fixé devient infime et peut être restée dans l'organisme sous forme de glycogène. D'ailleurs, la viande, si choisie fut-elle, renferme toujours des graisses et du glycogène que l'organisme peut utiliser pour la formation de ses réserves adipeuses. En outre, la formation de graisses par un Chien amaigri par le jeûne, puis nourri exclusivement de viande, n'a jamais été observée avec une intensité telle que l'on dût la rapporter avec certitude aux protéiques ingérés.

Dans une expérience, M. KUMAGAWA utilisa deux jeunes Chiens de même portée qu'il amena par un jeûne de 24 jours à un état aussi semblable que possible de leurs réserves graisseuses. L'un des animaux fut alors tué et analysé en tant que témoin. Il contenait 120 grammes de graisse. L'autre fut nourri de viande de cheval maigre qu'il absorba en très grande quantité (49 kil. en 49 jours). De 6 k. 08 l'animal passa à 10 kilos. Autopsié à ce moment il contenait 1.087 gr. 7 de graisse, ce qui par rapport à l'animal témoin représente un gain de 968 grammes de graisse. Or cette quantité très grande de graisse peut très bien avoir été empruntée directement à la graisse contenue dans la viande, car celle-ci en contenait 1.084 grammes. Il faut aussi songer que l'animal a pu mettre à profit les 356 grammes de glycogène contenus dans sa ration alimentaire. Cette expérience a le mérite de montrer que les recherches basées sur cette façon d'expérimenter ne peuvent conduire à aucun résultat certain.

La question reste donc pendante et l'on peut conclure avec E. LAMBLING « que la transformation des albumines en graisses chez les animaux supérieurs n'est pas démontrée ».

Les expériences effectuées sur les Invertébrés et spécialement sur les Insectes présentent pour nous un intérêt particulier. Les anciennes recherches de FR. HUBER (1819), puis celles de DUMAS et MILNE-EDWARDS (1843) ont montré que les Abeilles pouvaient fabriquer de la cire en étant nourries exclusivement de miel et de sucre. Dans un essaim, chaque Abeille, d'après l'estimation faite sur un lot de 217 individus pris au hasard, renfermait 0,0018 de graisses. Ces Abeilles furent nourries avec un poids de miel ayant pu apporter à chaque individu 0 gr. 00038 de matières grasses. Ces Abeilles séquestrées contenaient à la fin de l'expérience en moyenne 0 gr. 0042 de graisses, mais elles avaient construit un gâteau de cire contenant 11 gr. 515 de matière grasse, correspondant à une production individuelle de 0 gr. 0064. Normalement cependant, une bonne partie de la cire secrétée par les Abeilles paraît provenir des cires végétales qu'elles recueillent. La cire dite des Andaquies, produite par les Mélipones de la Nouvelle Grenade, contient de la cire de palmier, tandis que la cire de nos Abeilles ne renferme que des éléments semblables à ceux qui se trouvent dans la cire végétale de nos plantes indigènes.

Dans leurs recherches sur les larves gallicoles, LAHAZE-

DUTHIERS et RICHE (1853) ont constaté que les larves se développant dans les noix de galle engraisissent nettement, alors qu'elles ne se nourrissent que de la fécule contenue dans les cellules centrales de la galle. Il y aurait là un exemple très net de transformation des hydrates de carbone en graisses.

Des expériences déjà anciennes, dues à F. HOFMANN (29), tendent à montrer que les larves de Mouches peuvent fabriquer des graisses aux dépens des albuminoïdes alimentaires. Cet auteur plaça des œufs de *Calliphora vomitoria* sur du sang défibriné et coagulé, servant de milieu nutritif. L'analyse d'un lot d'œufs témoins montra que les œufs de Mouches renfermaient 4,9 p. 100 de graisse; la nourriture (sang coagulé) en contenait 0 gr. 032 p. 100. A la fin de l'expérience, les larves renfermaient plus de graisses que la somme des graisses contenues dans l'œuf et dans le milieu nutritif. Voici les chiffres trouvés dans trois expériences.

Graisse du sang	des œufs	des larves
—	—	—
0,0166	0,001	0,2012
0,0188	0,0029	0,1856
0,0181	0,0025	0,1460

A ces expériences, PFLÜGER a objecté avec raison que la transformation des albumines du sang en graisses pouvait parfaitement avoir été opérée par les microorganismes de la putréfaction qui n'ont pas manqué de se développer.

On sait très bien, en effet, qu'au cours de la putréfaction des albumines, la production d'acides gras est la règle. C'est ainsi que C. NEUBERG et E. ROSENBERG (43) ont montré que, dans la putréfaction de la caséine, il y a production d'acide butyrique aux dépens de l'acide glutamique, en même temps qu'apparaissent de l'acide propionique, de l'acide méthyl-éthyl-acétique, etc. C. NEUBERG et W. BRASH (44) ont obtenu l'acide butyrique, caractérisé à l'état de sel d'argent, en partant d'acide glutamique abandonné à la putréfaction. De même ACKERMANN (1) a recueilli des acides gras, engendrés par le carbonate d'arginine putréfié. W. BRASH (7), qui reprit ces expériences, en faisant pourrir de l'acide glutamique sous l'influence de cultures bactériennes pures, constata que la production d'acide butyrique était la règle, mais qu'elle était plus intense avec les Microbes anaérobies, tels que le *Bacillus putrificus* BIENSTOCK, qu'avec les aérobies.

EMMERING a de même observé la production d'acides gras, lors de la putréfaction de l'albumine d'œuf par le *Staphylococcus pyogenes aureus*. Il serait facile de multiplier ces exemples.

Cette production d'acides gras au cours de la putréfaction des albumines étant un fait tout à fait général, l'expérience d'HOFMANN, réalisée naturellement dans des conditions septiques, perd toute sa valeur, les graisses soi-disant fabriquées par les larves ayant pu prendre naissance sous l'influence du chimisme microbien. Cette expérience, comme d'ailleurs la plupart des anciennes recherches de cette catégorie, se trouve en outre viciée dans ses résultats par suite du procédé de dosage des graisses qui était alors employé. L'extraction des graisses par l'éther, dans l'appareil de Soxhlet, donne des chiffres très inférieurs à ceux que permet d'obtenir la méthode moderne, mise au point par KUMAGAWA et SUTO. Ainsi, tandis qu'EGENLHARDT attribuait au sang une teneur en graisse de 0 gr. 18 p. 100, BÖNNINGER en utilisant le procédé bien supérieur de l'extraction par l'alcool, a constaté que cette teneur était de 1,4 p. 100.

Une autre expérience plus récente, due à O. FRANCK (23), n'est guère plus démonstrative. Cet auteur dégraisa de la viande au maximum par une extraction de 14 jours dans l'éther. Sur cette viande il plaça 2 gr. 1379 de larves de Mouches, qui, d'après l'estimation faite sur un lot témoin, devaient renfermer 12,64 p. 100 de graisses, la viande en renfermant 0 gr. 0933. Au bout de 7 jours, les larves atteignirent le poids de 6 gr. 6742 et avaient formé de toutes pièces 0 gr. 1 de graisse. Cependant FRANCK lui-même n'ose affirmer que cette graisse ait été réellement produite par les larves; il pense plutôt que la différence observée doit être attribuée soit à une teneur, plus élevée que celle admise, de la viande en graisses, soit à une transformation des albumines en acides gras par les microbes de la putréfaction. Cette incertitude dans l'interprétation ne fait que souligner la nécessité d'utiliser des élevages aseptiques si l'on veut résoudre définitivement la question.

Il me reste à parler maintenant d'une série de très intéressantes expériences effectuées par E. WEINLAND (67) sur des larves de *Calliphora vomitoria*, mais qui, pas plus que les précédentes, ne sont à l'abri des critiques tenant aux conditions septiques de l'expérience.

Cet auteur a nettement établi que les larves septiques emmagasinaient de la graisse aux dépens des substances albuminoïdes. Les jeunes larves contiennent souvent 3 p. 100 de graisses (extraites par l'éther de pétrole), c'est-à-dire une teneur inférieure à celle des œufs qui est de 4,6 p. 100. Progressivement la graisse s'accumule dans leur corps adipeux, jusqu'à un taux maximum (8 p. 100) qui n'est pas dépassé. A ce moment les larves cessent de manger et ne tardent pas à se transformer en pupes.

Cette production de graisse peut être observée non seulement sur les larves vivantes, mais aussi dans la bouillie provenant de larves broyées. La production de graisses s'accompagne d'un dégagement souvent intense d'ammoniaque, si bien que le processus de transformation paraît résider à la fois dans une désamination et dans une séparation du groupe carboxyle.

Cette transformation se fait aussi bien et même mieux en l'absence d'oxygène qu'en présence de l'air libre. La présence de peptone la favorise. De plus, de même que cela a été observé par l'auteur pour d'autres processus réalisés dans la bouillie larvaire (production de sucre), la quantité de graisse engendrée dépendrait de la teneur primitive de la bouillie en cette substance, sans jamais dépasser un taux maximum.

Pour E. WEINLAND, les Microbes n'interviendraient nullement dans ces transformations. On peut cependant, à ce point de vue, conserver une attitude sceptique. Le fait que la transformation est plus intense en milieu anaérobie, celui qu'elle se produit aussi bien dans la bouillie larvaire que dans la larve intacte incitent fortement à penser que les Bactéries sont intervenues au moins pour une part dans ce processus. Ici encore la question demeure donc en suspens.

L'exposé de cet ensemble de recherches montre nettement combien l'obtention d'élevages de *Drosophiles* aseptiques constitue une condition exceptionnellement favorable pour tenter de résoudre le problème posé. Il s'agit, en effet, d'organismes accumulant normalement des quantités énormes de graisse, en très peu de temps, placés à l'abri de tous Microbes pouvant fausser les résultats et que, de plus, on se propose de nourrir avec des aliments artificiels susceptibles de variations connues.

Avant d'exposer la partie de mes recherches relatives à cette question — l'origine possible des graisses du corps adipeux — il

est nécessaire de rapporter certaines expériences relatives à des déterminations préliminaires, concernant la nature des sels minéraux indispensables, celle de la réaction du milieu nutritif et le taux le plus efficace de la peptone choisie comme aliment albuminoïde fondamental.

1° Influence des sels minéraux. — Les substances que j'ai utilisées pour les essais de constitution de milieux artificiels ne présentaient qu'un degré de pureté relatif, pureté que je ne recherchais pas d'ailleurs, du moins au début de mes expériences, puisqu'il s'agissait surtout de dégrossir la question, quitte à introduire plus de précision dans la suite au fur et à mesure que cela paraîtrait nécessaire. Les substances telles que la peptone, la lécithine renferment vraisemblablement certaines impuretés minérales dont je n'ai pas tenu compte volontairement.

Les éléments minéraux que j'ai introduits dans mes milieux nutritifs ont tous été choisis, en me basant sur l'analyse des cendres de Levure. Ces cendres renferment d'après BELOHOUBEK :

Acide phosphorique	51,1	p 100
— sulfurique	0,57	»
— silicique	1,60	»
Chlore	0,03	»
Potasse	36,68	»
Soude	1,82	»
Magnésie	4,16	»
Chaux	1,99	»

Il est facile de voir que cette constitution présente comme caractéristique une teneur très élevée en acide phosphorique et en potasse. Une partie de l'acide phosphorique ne se trouve certainement pas à l'état minéral, mais entre dans la constitution de la lécithine et de la nucléine.

100 grammes de levure fraîche, en pain, renferment d'après mes essais 1 gr. 77 de cendres. La dilution de Levure que j'employais comme milieu témoin étant formée d'une partie de Levure pour deux parties d'eau distillée, la quantité de cendres pour ce milieu était donc de 0 gr. 59 p. 100, soit 5 à 6 p. 1.000.

La reconstitution de sels minéraux en partant des bases et acides dosées séparément est une opération délicate. Après quelques essais, je m'en suis tenu à un petit nombre de sels minéraux,

avec lesquels j'ai préparé des solutions mères qui ont servi pour un grand nombre d'expériences. Voici les trois solutions minérales qui furent le plus souvent utilisées. Elles ont d'ailleurs fourni, malgré leur différence, des résultats absolument comparables. Chaque sel est dissous à part, puis le mélange est fait dans un ordre donné pour éviter des précipitations. Tous ces milieux renferment de l'acide acétique servant à maintenir en solution certains constituants.

α 193		1 litre de milieu artificiel renferme
—		—
Phosphate tripotassique . . .	70 gr.	3 gr. 50
— trisodique . . .	5 »	0 » 25
— monocalcique . . .	5 »	0 » 25
Chlorure de sodium . . .	5 »	0 » 25
Chlorure de magnésie . . .	15 »	0 » 75
Acide acétique . . .	5 »	
Eau redistillée . . .	Q. S. p. 1.000 cc ³ .	
		5 gr.

5 centimètres cubes de cette solution étaient ajoutés à 100 centimètres cubes de milieu artificiel. Des quantités inférieures (1 ou 2 centimètres cubes p. 100) ont donné des résultats comparables.

α 197		1 litre de milieu artificiel renferme
—		—
Phosphate monopotassique . . .	41 gr. 60	4 gr. 16
— monocalcique . . .	3 » 20	0 » 32
Chlorure de magnésium . . .	5 » 60	0 » 56
Sulfate de soude . . .	1 » 60	0 » 16
Acide acétique . . .	5 »	
Eau redistillée . . .	Q. S. p. 1.000 cc ³ .	
		5 gr. 20

10 centimètres cubes de cette solution étaient utilisés pour 100 centimètres cubes de milieu artificiel.

β 1		1 litre de milieu artificiel renferme
—		—
Phosphate monopotassique . . .	25 gr.	2 gr. 50
— monocalcique . . .	5 »	0 » 50
Chlorure de magnésium . . .	7 » 50	0 » 75
Sulfate de soude . . .	2 »	0 » 20
Acide acétique . . .	5 »	
Eau redistillée . . .	Q. S. p. 1.000 cc ³ .	
		3 gr. 95

10 centimètres cubes de cette solution étaient utilisés pour 100 centimètres cubes de milieu.

Ces trois solutions ont, ainsi que je l'ai indiqué, donné des résultats équivalents. Je me suis de plus assuré qu'elles ne renfermaient pas d'éléments nuisibles en ajoutant ces solutions, soit à de la Levure ordinaire, soit à certains milieux artificiels sur lesquels, comme nous le verrons, le développement des *Drosophiles* s'effectue dans d'excellentes conditions.

Je n'ai pas fait d'expériences systématiques pour déterminer quels étaient, parmi ces sels, ceux dont la présence était indispensable. Par contre, j'ai dans de très nombreuses expériences ajouté d'autres éléments minéraux, à l'absence ou à l'insuffisance desquels on aurait pu attribuer l'arrêt de croissance et de développement observé dans la plupart des milieux. C'est ainsi que dans toutes les séries d'expériences du début, un certain nombre de tubes recevaient, en plus de la solution minérale utilisée, du fer, soit sous forme de perchlorure, soit sous forme de peptonate de fer, d'hémoglobine, ou du manganèse, ou les deux sels à la fois. Ces additions n'ont jamais entraîné aucune modification dans le développement des *Drosophiles*.

L'acide acétique, servant à maintenir en solution les éléments minéraux, exerce en outre, ainsi que nous allons le voir, une action très favorable sur le développement des Mouches.

Parallèlement à ces solutions minérales, j'ai très fréquemment utilisé, à leur place, ou même ajoutées à elles des solutions de cendres de Levure. Dans aucun cas je n'ai vu cet emploi entraîner aucune amélioration des milieux artificiels. Les solutions minérales utilisées ne manquaient donc d'aucun élément indispensable.

En résumé, ayant constaté que les solutions que j'ai indiquées n'étaient ni toxiques, ni notoirement insuffisantes, je n'ai pas cherché à préciser davantage, pour le moment du moins, le rôle des sels minéraux dans l'alimentation des *Drosophiles*.

2^o Influence de la réaction du milieu. — Les milieux naturels sur lesquels se développent les *Drosophiles* sont toujours plus ou moins acides. Certains même (cuves de vinaigrieres) contiennent une dose d'acide acétique considérable. Au cours de mes essais pour rendre aseptiques mes élevages, j'avais à plusieurs

reprises utilisé, sans aucun dommage, des milieux acidifiés par le vinaigre ou l'acide acétique, qui exerçaient alors une influence antiseptique très efficace. Je n'ai donc pas hésité, pour ces raisons, à acidifier mes milieux artificiels par l'acide acétique.

Des expériences m'ont d'ailleurs montré que cet acide paraissait réellement utile, du moins jusqu'à une certaine concentration.

Expérience. — J'ai préparé, en effet, des dilutions de Levure de boulangerie auxquelles j'ajoutai 1, 2, 5 et 10 p. 100 d'acide acétique. D'autres portions furent neutralisées, puis alcalinisées très faiblement ou assez nettement par la soude, la dilution de levure témoin étant normalement légèrement acide.

Sur Levure normale, comme sur Levure acidifiée à 1 ou 2 p. 100, le développement se fait d'une façon parfaite. Toutes les larves s'accroissent régulièrement, se transforment en pupes dès le sixième jour et l'éclosion des premières Mouches survient le onzième jour. Les Mouches parentes vivent très longtemps sur ces milieux.

La teneur de 5 p. 100 en acide acétique exerce déjà une action retardatrice. Les pupes n'apparaissent qu'au bout de huit à dix jours, les Mouches seulement à partir du treizième, quatorzième ou quinzième jour. Les Mouches parentes meurent au bout de quatre à huit jours, si on les maintient sur ce milieu.

L'addition de 10 p. 100 d'acide acétique exerce une action encore plus défavorable et paraît constituer le taux maximum à partir duquel le développement n'est plus possible. Les Mouches parentes meurent rapidement du deuxième au quatrième jour. La croissance des larves est ralentie, beaucoup meurent dès le huitième jour, sans pouvoir atteindre leur développement complet. Celles qui survivent se transforment en pupes de petite taille à partir du dixième au treizième jour, suivant les tubes. La majorité de ces pupes meurent sans éclore. Dans un cas cependant, quelques-unes donnèrent naissance à des Mouches, du dix-huitième au vingtième jour. Ces Mouches transportées sur un milieu semblable, y moururent sans donner de descendants. Au contraire, les Mouches nées sur les milieux moins acidifiés, donnèrent une deuxième génération abondante.

Si l'addition d'une dose élevée d'acide est néfaste, la neutralisation du milieu, suivie d'une alcalinisation, même très légère, par

la soude, supprime tout développement. Sur de tels milieux, en effet, les Mouches parentes étaient toutes mortes le troisième jour. Les quelques œufs pondus donnèrent naissance à des larves qui moururent du sixième au huitième jour, après n'avoir présenté qu'une croissance insignifiante. Sur milieu franchement alcalin, les larves moururent toutes dès le quatrième jour.

Ces expériences montrent que l'addition de 0,5 p. 100 d'acide acétique dans mes milieux ne pouvait qu'exercer une heureuse influence.

3° Détermination du taux optimum de peptone. — Dès le début de ces essais j'ai utilisé la peptone Chapoteaut à la dose de 1 ou 2 p. 100. Il s'est trouvé que cette quantité était légèrement inférieure au taux optimum. Celui-ci a été déterminé par deux catégories d'expériences.

Expériences. — Dans une première série, je fabriquai des milieux artificiels uniquement composés de sels minéraux (2 197) et de peptone à des taux de 1 et 2 p. 100. Le développement sur ces milieux, entièrement dépourvus d'hydrate de carbone et de graisse, est très intéressant à étudier.

Sur ces milieux, les Mouches parentes meurent rapidement au bout de trois à quatre jours, un peu moins vite que lorsqu'on les maintient simplement sur de l'eau distillée où elles meurent en 48 heures en moyenne. Le besoin d'aliments énergétiques est pour elles impérieux. De plus, la ponte se ressent immédiatement de la pauvreté du milieu. C'est ainsi que dans quatre tubes pris au hasard, 10 à 15 mouches placées dans chacun de ces tubes pondirent 3, 10, 7, 6 œufs, ce qui représente une ponte infime par rapport à la normale (20 à 24 œufs par jour et par femelle).

Les larves nées sur ces milieux aspirent avec avidité le milieu nutritif et présentent pendant les premiers jours une croissance lente, mais incontestable. Sur *peptone 1 p. 100* elles ne dépassent pas la taille de 1 millimètre qu'elles atteignent le sixième jour, puis leurs mouvements se ralentissent, elles deviennent de plus en plus inertes et meurent. Toutes sont mortes le neuvième jour.

Sur *peptone 2 p. 100*, la croissance est plus intense et la durée de vie très augmentée. Les larves atteignent en effet 1 mm. 5 le huitième jour, 2 millimètres du douzième au quatorzième puis cessent de croître et meurent. Toutes sont mortes le vingtième jour.

Dans les deux cas, ces larves sont extrêmement transparentes et leur corps adipeux est absolument vide de réserves. Il est remarquable que sur de semblables milieux, il y ait des phénomènes de croissance incontestables pendant les premiers jours et que certaines larves puissent dans ces conditions subsister, pendant quinze jours et plus, malgré l'absence totale d'aliments gras ou hydrocarbonés. Il est vrai que ces larves vivent sur les réserves grasses contenues dans l'œuf, ce qui explique leur assez grande activité pendant les premiers jours. Au point de vue qui nous

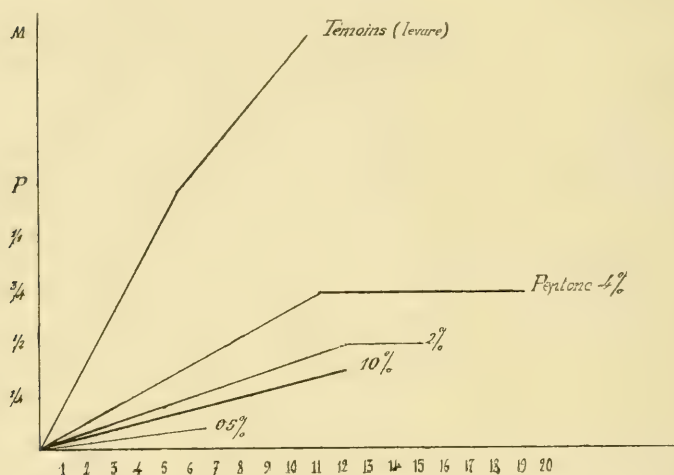


Fig. 6. — Courbes montrant l'influence de la concentration en peptone des milieux nutritifs sur le développement des *Drosophiles*. Horizontalement, les temps exprimés en jours. Verticalement, les divers degrés de croissance des larves; P, formation des pupes; M, éclosion des mouches.

occupe, la dose de peptone de 2 p. 100 a donné des résultats nettement plus favorables que la dose inférieure de moitié.

Dans une autre série d'expériences (fig. 6), j'ai utilisé des doses de peptone de 0,5, 2, 4 et 10 p. 100 avec solution minérale et lécithine (0,5 p. 100). La lécithine est, comme nous le verrons, de tous les corps gras celui qui s'est montré le mieux utilisable par les larves de *Drosophiles* aseptiques.

Le taux de 0,5 p. 100 de peptone est nettement le moins favorable. La croissance est presque nulle et les larves meurent dès le

sixième ou septième jour. Pour des doses de 2 p. 100 et 4 p. 100, les résultats sont nettement supérieurs. La croissance des larves se fait bien et assez rapidement; elles atteignent une taille égale à la moitié ou aux trois quarts de la taille adulte, ce qui correspond à environ 3 millimètres à 4 mm. 5. Les larves n'évoluent cependant pas au delà, n'accumulent pas de réserves, restent transparentes et meurent. Toutes sont mortes le quinzième jour.

Le taux de 10 p. 100 se trouve nettement au delà de l'optimum, les larves s'accroissent peu, ne dépassent pas le tiers de la taille adulte et meurent précocement. Toutes sont mortes le douzième jour.

Beaucoup d'autres expériences ont été effectuées avec des milieux plus complexes et renfermant 1, 2 ou 4 p. 100 de peptone. La comparaison des résultats de toutes ces expériences montre que c'est une teneur de 2 à 4 p. 100 en peptone qui représente la dose optima. Au dessous et au dessus les résultats sont manifestement inférieurs.

Sur les milieux simplement albuminoïdes (peptone et sels minéraux), les larves n'emmagasinent dans leur corps adipeux, ainsi que j'en donnerai ultérieurement la démonstration, aucune trace de graisse. J'ai donc été tout naturellement conduit à rechercher si elles seraient susceptibles d'élaborer ces réserves, indispensables pour la suite de leur développement, aux dépens d'hydrates de carbone ou de corps gras introduits dans la composition des milieux artificiels. Ce sont en effet, comme nous l'avons vu, ces deux catégories de substances que les organismes animaux peuvent sûrement utiliser pour l'élaboration de leurs réserves adipeuses. En est-il de même pour les *Drosophiles*?

4^e Influence des hydrates de carbone. — Au cours de mes premiers essais j'ajoutais systématiquement aux milieux du dextrose. Comme je n'obtins de cette addition aucun bon résultat, j'essayai successivement toute une série d'hydrates de carbone : amidon, dextrine, glycogène, dextrose, lévulose, saccharose, lactose. Voici dans leur ensemble les résultats obtenus :

1^{re} série : Amidon. Dextrine. Glycogène. — L'amidon utilisé est de l'amidon de pomme de terre mis en suspension dans l'eau, puis ajouté à la quantité voulue de milieu artificiel. A ce milieu on ajoute immédiatement du coton, puis on stérilise à 120°. Le

coton retenant l'amidon l'empêche de tomber au fond du tube et de s'agglomérer en pâte compacte. Le glycogène employé est soit le glycogène de commerce, soit du glycogène préparé au laboratoire. La dextrine est la dextrine pure du commerce.

Je rapporterai succinctement les résultats de trois expériences :

1^{re} expérience (milieux α 183, 185, 189). — Les milieux essayés sont constitués de la façon suivante :

Peptone	2 p. 100 et 4 p. 100
Amidon ou dextrine	2 p. 100 et 4 p. 100
Sels minéraux α 197	Dose normale

Les milieux témoins sont, outre la Levure habituelle, des milieux à 2 et 4 p. 100 de peptone sans hydrate de carbone ou avec 1 p. 100 de glucose.

Sur milieu *peptone 4 p. 100 et amidon 4 p. 100*, les larves s'accroissent un peu jusque vers le cinquième jour où elles atteignent la taille $1/3$. Encore actives le septième jour, ces larves deviennent de plus en plus inertes et meurent. Toutes sont mortes le treizième jour. Elles sont transparentes et dépourvues de réserves.

Sur milieu *peptone 4 p. 100 et dextrine 4 p. 100* les résultats sont superposables. Les larves s'accroissent jusqu'au cinquième ou sixième jour, atteignent la taille $1/4$ ou $1/3$. Leurs mouvements se ralentissent, et après une période d'immobilité plus ou moins prolongée, elles meurent. Toutes sont mortes le treizième jour. Elles sont également transparentes et sans réserves.

Sur les milieux ne contenant que *2 p. 100 de peptone et 2 p. 100 d'hydrate de carbone*, les résultats sont sensiblement les mêmes. Toutes les larves meurent du septième au treizième jour. Dans un cas il y eut formation de trois pupes qui n'aboutirent d'ailleurs pas. Ce fait était dû à ce que deux cadavres de Mouches parentes ayant été laissés dans le tube, quelques larves avaient dévoré ces cadavres et s'en étaient nourries. Ces larves sont d'ailleurs faciles à reconnaître et à suivre, car elles absorbent le pigment rouge des yeux des mouches et leur intestin reste pendant plusieurs jours coloré en rouge.

Les milieux artificiels témoins, avec ou sans glucose, ont fourni des résultats superposables.

2^e expérience (milieux α 198, α 201). — Les milieux essayés ont la constitution suivante :

Peptone	1 p. 100	1 p. 100
Glycogène	1 p. 100	»
Glucose	»	1 p. 100
Sels minéraux « 197.	Dose normale	

Sur milieu renfermant 1 p. 100 de *glycogène*, la croissance larvaire s'effectue un peu mieux que sur le milieu témoin glucosé. Certaines larves atteignent la taille 1/2 vers le huitième jour; d'autres restent plus petites. Elles sont, au début, bien actives, turgescentes et on a l'impression que le développement s'effectuera mieux que sur les milieux précédents. Il ne s'agit cependant que d'une action passagère; à partir du treizième jour, les mouvements des larves deviennent de plus en plus lents et elles meurent du quinzième au vingt et unième jour. Toutes sont transparentes et dépourvues de réserves dans leur corps adipeux.

3^e expérience (milieu β 2, β 4). — Les milieux essayés sont constitués ainsi :

Peptone	2 p. 100
Glycogène ou amidon ou dextrose	1 p. 100
Sels minéraux β 1	Dose normale

Aussi bien sur milieu à amidon, que sur milieu à glycogène, la croissance est lente, les larves atteignent au plus le tiers ou la moitié de la taille adulte. Actives au début, elles deviennent de plus en plus lentes et meurent à partir du dixième au douzième jour. Toutes sont mortes le seizième jour.

Sur milieu glucosé, les résultats sont sensiblement comparables.

Dans tous les cas, les larves restent transparentes et dépourvues de réserves.

Conclusion : Qu'il s'agisse d'amidon, de dextrine ou de glycogène, ajoutés à des milieux contenant 1, 2 ou 4 p. 100 de peptone, dans aucun cas ces éléments hydrocarbonés n'ont été, dans ces conditions, utilisés par les larves pour la fabrication de leurs réserves adipeuses. La croissance et la durée de la vie ne diffèrent pas sensiblement de ce qu'elles sont sur les milieux dépourvus d'hydrates de carbone.

En ce qui concerne les Mouches parentes, leur durée de vie et leur ponte, sur les milieux à amidon, ne sont pas augmentées par rapport à ce qui se passe sur les milieux à peptone seule. Ceci tient d'ailleurs en partie à ce qu'elles se collent facilement par

leurs ailes aux parois ou au coton imbibés d'empois d'amidon et, dans ces conditions, meurent rapidement. Par contre, sur les milieux contenant du glycogène, les Mouches sont encore toutes vivantes au bout de quatre à cinq jours de présence sur ces milieux et leur ponte est beaucoup plus abondante que sur les milieux sans hydrate de carbone ou avec amidon. Cette différence tient vraisemblablement à ce que l'amidon transformé en empois par la stérilisation se trouve, malgré qu'il soit uniformément réparti dans le coton, dans un état physique qui le rend difficilement absorbable.

J'ajouterai que je me suis, chaque fois, assuré à la fin de l'expérience que l'amidon ou le glycogène n'avaient pas été transformés en sucre soit du fait de la stérilisation, soit par suite de la présence de larves vivantes sur les milieux. Dans aucun cas, en effet, le milieu n'a réduit la liqueur de FEHLING et les réactions colorantes avec la solution iodo-iodurée ont toujours été extrêmement nettes.

2^e série : *Glucose, lévulose. Autres sucres.*— J'ai surtout étudié l'action du glucose (dextrose) chimiquement pur ; accessoirement j'ai utilisé d'autres sucres, lévulose, saccharose, lactose qui n'ont pas donné d'ailleurs de résultats sensiblement différents.

Expériences. — Les essais faits avec le glucose sont extrêmement nombreux. J'ai, par exemple, utilisé les milieux suivants :

Peptone	1 p. 100	2 p. 100	2 p. 100	4. p. 100
Glucose	1 p. 100	1 p. 100	2 p. 100	4. p. 100
Sels minéraux . .			Dose normale	

Sur les milieux renfermant *peptone 1 p. 100 et glucose 1 p. 100* (α 201, α 209, α 218, α 230) les larves très actives pendant les premiers jours s'accroissent et atteignent en six à huit jours une taille de 1 millimètre, 1 mm. 5 et parfois 2 millimètres. Certaines ne s'accroissent pas davantage ou même ne dépassent pas un millimètre. D'autres, moins nombreuses, atteignent 2 mm. 5. Dès le dixième au douzième jour, on note la présence de cadavres de larves. Celles qui survivent, très transparentes et dépourvues de réserves, deviennent de plus en plus inertes et meurent toutes du douzième au vingtième jour.

Sur milieux renfermant *peptone 2 p. 100 et glucose 1 p. 100* (α 232, β 6) le rendement est un peu meilleur, ce qui est évidemment dû à l'augmentation du taux de peptone. Les larves attei-

gnent — certaines d'entre elles du moins — une taille de 2 mm. 5 à 3 millimètres et même 3 mm. 5, vers le douzième ou quinzième jour. Mais l'accumulation de réserves dans le corps adipeux ne se fait toujours pas et toutes ces larves meurent du dix-septième au vingtième jour.

Sur-milieu renfermant *peptone 2 p. 100 et glucose 2 p. 100* (≈ 190), c'est-à-dire ne différant du précédent que par une teneur double en glucose, les résultats sont à peu près comparables en ce qui concerne la croissance larvaire. La taille maxima est en effet de 2 mm. 5 à 3 mm. mais la mort des larves est plus précoce. Beaucoup sont déjà mortes le neuvième jour et la plupart le quizième jour.

Enfin, sur milieux renfermant *peptone 4 p. 100 et glucose 4 p. 100*, les larves, malgré une teneur optima en peptone, présentent un accroissement très diminué et une mortalité beaucoup plus précoce. La taille maxima est de 1 mm. 5 à 2 millimètres. Dès le sixième jour, on observe un ralentissement très net des mouvements des larves. Le huitième jour, on note déjà de nombreux cadavres et toutes les larves sont mortes dès le douzième jour.

Si on compare ces résultats avec ceux fournis par les milieux témoins ne renfermant que peptone et sels minéraux, on constate qu'une dose de glucose de 1 p. 100 n'entraîne aucune amélioration du développement larvaire. Par contre une dose plus élevée, 2 p. 100 et surtout 4 p. 100 détermine nettement une diminution de la croissance et une augmentation de la mortalité.

Les larves élevées sur ces milieux glucosés, après avoir mené une vie assez active les deux ou trois premiers jours, présentent ensuite un aspect caractéristique. Elles s'accroissent encore en longueur, mais sont comme flétries, ratatinées au lieu d'avoir l'aspect turgescent qu'ont les larves bien nourries ou élevées sur d'autres milieux. La chitine présente des plissements et la larve se fait remarquer par la petitesse de son diamètre transversal. Tout se passe comme s'il s'agissait de larves déshydratées. Les autres sucres déterminant un aspect analogue, il est possible qu'il s'agisse d'une déshydratation réelle de l'organisme par suite de l'absorption d'un liquide nourricier de concentration moléculaire assez élevé. Ceci expliquerait que les résultats soient d'autant plus mauvais que la teneur en sucre est plus grande.

Sur des milieux semblables aux précédents, mais dans lesquels le glucose était remplacé par un poids équivalent de *lévulose* (2 200, 3 8) les résultats furent absolument superposables. Il en fut de même des essais faits avec le *saccharose* et le *lactose*.

Conclusion : Pas plus que les hydrates de carbone colloïdaux, les sucres proprement dits ne se montrent susceptibles d'être — dans les conditions de l'expérience — utilisés par les larves pour l'édification de leurs réserves. Ces larves restent en effet constamment transparentes et leur corps adipeux est réduit à l'état de squelette. Le développement complet est impossible.

Par contre, les Mouches adultes, dont les mouvements, et par suite la dépense énergétique, sont beaucoup plus intenses que chez les larves, vivent sur les milieux sucrés bien plus longtemps que sur les milieux témoins, dépourvus de sucre. Ainsi, tandis que les Mouches meurent sur ces derniers milieux au bout de 3 à 4 jours, elles peuvent rester en vie pendant 10, 15, 20 jours et quelquefois plus sur les milieux artificiels sucrés. Les mâles persistent plus longtemps que les femelles.

La ponte est également plus abondante que sur les milieux dépourvus de sucre, mais seulement pendant les premiers jours. Bientôt en effet la ponte se ralentit, puis on voit apparaître un nombre croissant d'œufs fécondés, mais qui avortent au cours du développement embryonnaire. Sur de tels œufs on distingue, à travers la coque ovulaire, les principaux organes larvaires à différents stades de développement, mais ce développement s'arrête et le contenu de l'œuf avorté brunit progressivement. En même temps que se produit cet avortement des œufs, les femelles présentent très généralement un abdomen énorme, transparent, distendu par un liquide clair, en même temps que les ovaires régressent (fig. 4 ; pl. III). Finalement la ponte cesse entièrement. Je reviendrai sur ces phénomènes, dans le chapitre consacré à l'étude de la fécondité des *Drosophiles*.

4° Influence des graisses ou de leurs constituants. — Ayant ainsi constaté que, dans les conditions où j'opérais, les larves étaient incapables d'utiliser les divers hydrates de carbone pour l'édification de leurs réserves — et cependant ce mécanisme me paraissait devoir être le plus vraisemblable en raison de la teneur, relativement élevée en hydrates de carbone, de la Levure ou des

milieux sur lesquels celle-ci se développe — je fus naturellement conduit à rechercher si les graisses seraient d'une plus grande efficacité.

Les expériences ont été faites en utilisant soit des graisses neutres (tributyryne, trioléine, tripalmitine, tristéarine) seules ou associées, ou les acides gras correspondants, seuls ou associés à la glycérine, ou des savons, ou des mélanges de ces divers constituants des graisses. L'emploi de ces substances est assez délicat en raison de la difficulté que l'on éprouve à les maintenir en état d'émulsion. L'addition de savons rend évidemment celle-ci plus stable, mais ces substances, généralement toxiques, ne peuvent être ajoutées qu'en très faible dose. J'ai évité d'employer la saponine pour la même raison. Je me suis contenté, après secouage du milieu dans le tube de culture lui-même, de stabiliser l'émulsion par l'addition immédiate du coton hydrophile servant à donner au liquide la consistance nécessaire. En fait, je me suis assuré qu'après stérilisation la graisse ne formait pas une couche imperméable à la surface du milieu et que les larves absorbaient réellement avec le liquide nourricier des globules de graisse, ainsi que le montra l'examen direct du contenu intestinal.

Action d'un aliment gras complexe : le beurre. — Avant d'employer les graisses pures, j'ai utilisé, à titre de premier essai, des milieux renfermant 2 à 4 p. 100 de peptone, 2 ou 4 p. 100 de glucose, dextrine ou amidon, avec ou sans addition de 0,5 p. 100 de beurre émulsionné.

Dans les milieux renfermant du glucose (2 ou 4 p. 100), l'addition de beurre n'entraîna aucune amélioration sensible du développement larvaire.

Par contre, dans les milieux renfermant 4 p. 100 d'amidon, l'addition de beurre parut déterminer une légère augmentation de la valeur nutritive. Vers le neuvième jour, en effet, les larves atteignirent la taille $\frac{3}{4}$, étant encore bien actives. Du treizième au quinzième jour, quelques-unes se transformèrent en pupes, très petites, souvent malformées qui se desséchèrent d'ailleurs, sans évoluer. Les autres larves devinrent inertes et moururent peu après. Quelques-unes restèrent cependant vivantes jusqu'au vingt-cinquième jour.

Sur les milieux renfermant 2 p. 100 de dextrine et du beurre, les phénomènes furent à peu près identiques, mais, bien que

l'essai ait porté sur plusieurs tubes d'élevages, une seule pupa fut formée, qui se dessécha aussitôt.

En somme l'addition de beurre, sauf dans le cas où les milieux contenaient en outre du glucose, a déterminé une très légère augmentation de la croissance larvaire et même a permis, dans quelques cas, la formation de pupes très petites qui, faute de réserves, furent incapables de se métamorphoser. Le corps adipeux des larves resta, comme dans tous les essais antérieurs, réduit à un état squelettique et absolument transparent. L'examen des cellules adipeuses ne montra que de très rares inclusions graisseuses à leur intérieur.

Cette action légèrement favorisante du beurre fut également constatée avec des milieux dépourvus d'hydrates de carbone, mais constitués seulement de peptone 1 p. 100, sels minéraux, avec ou sans beurre.

Tandis que sur les milieux témoins, les larves ne dépassèrent pas 1 millimètre et moururent du sixième au douzième jour, sur les mêmes milieux additionnés de beurre, la taille maxima fut de 1 mm. 5 à 2 millimètres, les premiers cadavres n'apparurent que le dixième jour et quelques larves vivantes furent notées le vingtième jour. Dans aucun cas, il n'y eut formation de pupes. L'action du beurre a consisté seulement en une augmentation légère de la croissance et de la durée moyenne de vie, sans que la graisse alimentaire ait été utilisée pour l'élaboration des réserves.

Action de graisses définies. — A des milieux témoins, formés de peptone 2 p. 100 et sels minéraux, j'ai ajouté soit des graisses neutres, soit des mélanges gras divers.

L'addition de *tributyryne* (0,50 p. 100), de *trioléine* (0,50 p. 100) n'ont déterminé aucune amélioration du développement larvaire. Les larves ne dépassèrent pas la taille 1/3 et moururent à partir du douzième jour.

L'emploi de *tristéarine* (0,02) et de *tripalmitine* (0,02) dissoutes dans la *trioléine* (0,4) a entraîné une légère amélioration de la croissance des larves. Celles-ci atteignirent la taille 1/2 ou même 3/4 vers le onzième jour. Elles ne moururent que du quinzième au vingtième jour.

L'emploi de milieux renfermant de l'*acide stéarique* ayant donné des résultats aussi bons, il est vraisemblable que c'est

cet acide gras qui est le mieux utilisé par les larves. La croissance eut sans doute été meilleure encore si j'avais employé des proportions plus élevées d'acide stéarique ou de tristéarine.

L'addition d'*acide oléique* seul ou des mélanges : *acide oléique, glycérine* — *acide oléique, oléate de soude, glycérine* — *trioléine, acide oléique, oléate de soude, glycérine*, n'entraîna que de très légères améliorations de la croissance larvaire, moins marquées que celle due à l'emploi des composés stéariques.

Le meilleur résultat fut fourni par un complexe gras, formé de *trioléine, acide oléique, oléate de soude, acide stéarique, stéarate de soude* et *glycérine*. Les larves atteignirent une taille de 3 millimètres, 3 mm. 5 et 4 millimètres vers le onzième jour ; elles ne commencèrent à mourir que vers le quinzième jour et quelques-unes vécurent jusqu'au vingt-huitième jour.

Sur ces milieux additionnés de substances grasses, les Mouches adultes vécurent plus longtemps que sur les milieux artificiels témoins : leur ponte fut un peu plus abondante, surtout sur les milieux à stéarine ou acide stéarique.

D'autres séries d'expériences faites avec ces mêmes mélanges gras, associés à des hydrates de carbone, ont donné des résultats comparables.

Conclusion : Pas plus que les hydrates de carbone, les graisses ne permettent un développement normal des larves, bien qu'une certaine quantité de ces graisses alimentaires ait été absorbée par les organismes et même mise en réserve dans leur tissu adipeux. J'ai pu voir en effet se produire sous mes yeux le passage de globules graisseux à travers la paroi intestinale, principalement au niveau du ventricule chylifique. Ce phénomène très net sur les coupes (fig. 6, pl. II) peut être facilement suivi au microscope sur les larves vivantes, aplaties par le compresseur, et toujours suffisamment transparentes. Il devient tout à fait net lorsqu'on emploie des graisses colorées par le Sudan III. On voit les globules rouges de graisse pénétrer dans les cellules épithéliales où ils progressent très lentement. Cette graisse est sans doute consommée directement par la larve au fur et à mesure de son absorption, toujours faible d'ailleurs, servant à couvrir les dépenses énergétiques de l'organisme. Ceci explique que les larves soient alors capables d'un développement plus complet et plus prolongé.

Certaines larves peuvent même emmagasiner dans leur tissu adipeux des gouttelettes de graisse, parfois en assez grande quantité (fig. 3, pl. II). Lorsqu'elles sont constituées par des graisses à point de fusion peu élevé (trioléine, acide oléique), provenant des graisses alimentaires, ces gouttelettes se fusionnent fréquemment, donnant ainsi à la cellule adipeuse un aspect très spécial.

Le fait que des larves, non seulement absorbent les graisses du milieu nutritif, mais peuvent en mettre une partie en réserve, sans cependant réussir à atteindre le terme de leur développement, est très important à considérer. Ce résultat négatif tient vraisemblablement à ce que les larves ont besoin de corps gras d'une certaine constitution déterminée et qui ne sauraient être utilement remplacés par une graisse quelconque. La comparaison de ces résultats avec ceux que je relaterai prochainement nous permettra, en outre, de penser que les réserves vraiment utilisables ne sont pas constituées purement et simplement par des graisses, mais que leur nature est beaucoup plus complexe. Nous verrons qu'il manque aux milieux artificiels dont il vient d'être question, quelque chose qui, sans être un corps gras, n'en est pas moins indispensable à la larve pour lui permettre d'édifier des réserves adipeuses normales.

6^e Action des lipoides. — J'ai utilisé à peu près exclusivement la lécithine du jaune de l'œuf. Quelques essais ont cependant été effectués avec de la cholestérine seule ou associée à la lécithine.

La lécithine utilisée était employée en solution alcoolique à 20 p. 100, dont j'ajoutais 2 cent. 5 à 100 centimètres cubes de milieu. La lécithine est immédiatement précipitée de sa solution alcoolique et reste en fine suspension dans le milieu : celui-ci est ensuite chauffé au bain-marie afin d'éliminer l'alcool par évaporation.

Expérience. — On utilise les deux milieux artificiels suivants :

	Témoins (α 219, 231)		Milieux à lécithine (α 220, 238)	
	—	—	—	—
Peptone. . .	1 p. 100	2 p. 100	1 p. 100	2 p. 100
Lécithine . .	»	»	0,5 p. 100	0,5 p. 100
Sels minéraux.			Dose normale	

Tandis que sur milieu témoin renfermant 1 p. 100 de peptone, les larves, après avoir atteint une taille maxima de 1 millimètre vers le sixième jour, meurent toutes en moins de douze jours, sur le même milieu additionné de lécithine, les larves s'accroissent bien davantage et vivent plus longtemps. Elles atteignent en effet 1 mm. 5 à 2 millimètres le douzième jour, 2 mm. 5 le quinzième jour, 3 millimètres à 3 mm. 5 vers le vingtième au vingt-deuxième jour. A partir de ce moment leur activité diminue rapidement et des cadavres commencent à être notés. L'observa-

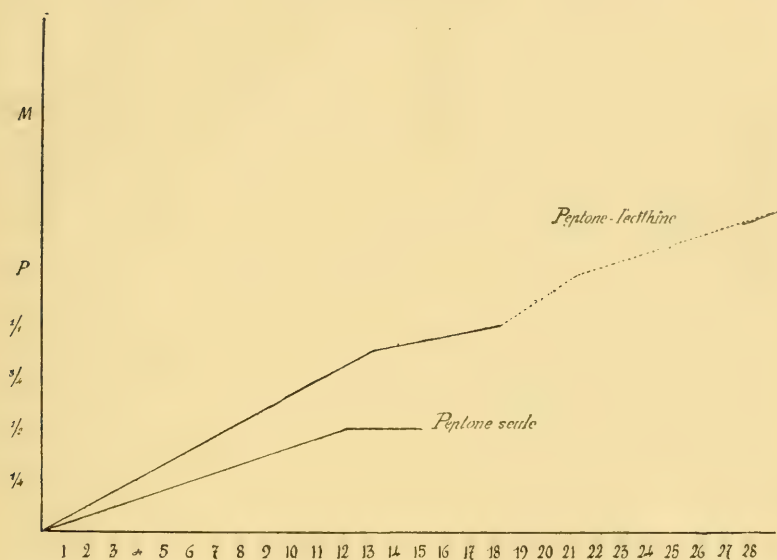


Fig. 7. — Courbes montrant l'action favorable de la lécithine, par rapport au milieu témoin, formé seulement de peptone et sels minéraux

tion fut interrompue le vingt-sixième jour, alors qu'il y avait encore quelques larves vivantes, mais inertes.

L'action favorisante de la lécithine (fig. 7) est encore plus nette dans les essais faits avec les milieux renfermant 2 p. 100 de peptone. Sur milieu témoin, en effet, les larves s'accroissent jusqu'au douzième jour, mais sans dépasser la taille de 2 millimètres à 2 mm. 5. Beaucoup meurent dès ce moment et toutes sont mortes le vingt-deuxième jour. Au contraire, sur le même milieu additionné de lécithine, les larves atteignent 3 mm., 3 mm. 5 et même 4 à 5 millimètres, c'est-à-dire presque la taille adulte, le

douzième jour. A partir du quinzième jour, leurs mouvements se ralentissent, les premiers cadavres ne sont notés qu'à partir du vingt-deuxième jour et le vingt-sixième jour, lorsque l'observation est interrompue, la plupart des larves sont encore vivantes.

L'observation n'ayant pas pu, à ce moment, être continuée au-delà du vingt-sixième jour, je refis de nouveaux essais qui furent suivis jusqu'au bout. Le milieu (α 273) avait la constitution suivante :

Peptone.	2 p. 100
Lécithine	0,5 p. 100
Sels minéraux α 197.	Dose normale

Sur ce milieu, j'ai obtenu très régulièrement des larves $1/2$ en dix jours, $3/4$ en treize jours et $1/1$ en dix-huit jours. Presque toutes les larves atteignirent ainsi la taille adulte, mais la plupart ne se métamorphosèrent pas, leurs mouvements devinrent de plus en plus lents et finalement elles moururent. Certaines purent d'ailleurs rester en vie très longtemps : j'ai trouvé fréquemment des larves vivantes au bout de trente-cinq, quarante, cinquante-cinq et même soixante jours ! D'autre part quelques-unes, vers le vingtième jour, se transformèrent en pupes ; celles-ci présentèrent même un début de métamorphose, mais finalement se desséchèrent et moururent d'une façon plus ou moins précoce. Enfin, dans des cas exceptionnels, quelques pupes donnèrent naissance à des Mouches vivantes qui moururent au moment de l'éclosion — survenue le quarantième jour — ou immédiatement après. Ces Mouches étaient absolument naines (ayant la moitié de la taille ordinaire), transparentes et souvent malformées ; leur abdomen paraissait absolument vide.

D'autres expériences, effectuées en ajoutant de la lécithine à des milieux renfermant peptone 1 et 2 p. 100, avec glucose 1 p. 100, ont donné des résultats très comparables.

Conclusion : De toutes les substances utilisées, hydrates de carbone ou corps gras, la lécithine s'est révélée la plus utile pour la nutrition larvaire. C'est sur les milieux à lécithine que l'on observe, en effet, la croissance la plus régulière des larves, celles-ci atteignant, pour la plupart, la taille adulte. Leur tissu adipeux, bien qu'encore assez transparent, renferme manifestement des réserves, mais peu abondantes. Grâce à ces réserves, particulièrement marquées chez certains individus, quelques pupes peu-

vent être formées, mais après une durée de vie larvaire très augmentée (vingt à vingt-cinq jours au lieu de six). Une ou deux fois la métamorphose put être réalisée jusqu'au bout et aboutir à l'éclosion d'imagos. Cette transformation fut elle-même beaucoup plus lente que sur les milieux à Levure servant de témoins, la métamorphose durant quinze à vingt jours au lieu de cinq à six jours. Le processus de la métamorphose est d'ailleurs généralement interrompu beaucoup plus tôt, alors que la nymphe est encore toute blanche ou même avant que celle-ci puisse être distinguée. Enfin si, parmi les larves qui n'aboutissent pas à la pupe, la plupart meurent au bout de vingt à vingt-cinq jours, certaines sont susceptibles de rester en vie pendant un temps parfois très long, pouvant être égal à dix fois la durée de vie larvaire observée dans les conditions normales de nutrition, c'est-à-dire sur Levure et à la même température de 24°. Bien que le développement demeure en somme précaire et inconstant sur les milieux artificiels additionnés de lécithine, ceux-ci se classent néanmoins nettement en tête de tous ceux qui ont été expérimentés.

Il serait intéressant de savoir si cette action si favorable de la lécithine tient à l'état physique particulier dans lequel se trouve cette substance ou à sa constitution chimique. Je crois que les deux points de vue sont également à retenir. D'une part, en effet, la lécithine du jaune d'œuf contient une proportion élevée d'acide stéarique et nous avons vu comment cet acide paraissait, de tous les corps gras essayés, être celui que les larves assimilent et utilisent le mieux. D'autre part la lécithine se présente, dans les milieux artificiels, sous forme de fins granules en suspension, que les cellules intestinales happent et retiennent au passage. L'intestin des larves élevées sur ces milieux, qui par eux-mêmes sont à peine colorés, devient d'une belle teinte jaune, par suite de l'arrêt et de l'accumulation des grains de lécithine sur la face externe des cellules.

Il semble donc bien que les milieux à lécithine se présentent sous un état physique meilleur que les milieux ne renfermant que des substances solubles. Une nourriture exclusivement liquide peut vraisemblablement entraîner à la longue des phénomènes d'irritation ou même de paralysie intestinale. La question reste à étudier. Je peux seulement dire que l'addition à mes milieux

de poudres inertes n'a pas paru en améliorer le rendement d'une façon quelconque. C'est pourquoi je pense que la lécithine intervient aussi en grande partie par sa composition chimique.

L'influence bienfaisante de la lécithine ne s'exerce pas que sur les larves en voie de développement. Les Mouches adultes vivent, en effet, beaucoup plus longtemps sur les milieux à lécithine que sur tous les autres milieux artificiels et leur ponte est aussi infiniment plus abondante et plus prolongée. Sur tous les autres milieux artificiels, la ponte s'arrête plus ou moins rapidement, en général au bout de deux à six jours, avec production d'œufs avortés, arrêtés en cours du développement embryonnaire. On peut, au contraire, transporter des Mouches pendant plus d'un mois, sur les milieux lécithinés sans que la ponte cesse. Les œufs avortés y sont exceptionnels.

7^o Action des nucléoprotéides. — Si maintenant nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur les résultats des expériences qui précèdent, nous constatons non seulement que de tous les aliments énergétiques fournis, seuls la lécithine et, dans une moindre mesure, l'acide stéarique ou la tristéarine, exercent sur le développement larvaire une influence appréciable, mais que, même dans ces conditions, ce développement reste très lent, n'aboutit qu'à une accumulation très insuffisante de réserves, n'est suivi de métamorphose que dans des cas exceptionnels et ne permet jamais l'obtention de Mouches capables de vivre et de se reproduire. La variété même des hydrates de carbone ou graisses utilisés et la similitude des résultats imposent la conviction que ce n'est pas tant sur ces éléments que porte l'insuffisance alimentaire que sur la nature des protéiques fournis. Aussi est-ce dans cette direction que j'ai orienté ensuite mes investigations.

A vrai dire, je n'ai fait dans ce sens que quelques recherches préliminaires destinées à orienter les expériences ultérieures. La composition du protéique employé dans les milieux artificiels peut, en effet, différer à bien des points de vue de celle des albuminoïdes de la Levure. Cette différence peut notamment porter sur la nature des acides amidés qui entrent dans leur constitution. Or, pas plus que pour la Levure, il n'a été établi une analyse

exacte des acides amidés entrant dans la constitution de la peptone Chapoteaut ⁽¹⁾.

A moins d'employer au hasard tel ou tel acide amidé et de tomber fortuitement sur le corps indispensable, il eut été nécessaire d'étudier exactement les produits d'hydrolyse de la peptone et de la Levure pour établir la différence entre les deux produits à ce point de vue. Mais je ne disposais pas du matériel nécessaire pour effectuer une semblable recherche qui aurait d'ailleurs risqué de m'entraîner fort loin et peut-être sans grand résultat pour la question qui m'intéressait.

Aussi ai-je commencé par étudier l'influence de substances dont la peptone est dépourvue et qui, par contre, se trouvent en grande quantité dans la Levure, je veux dire des nucléoprotéides. Pour cela j'ai eu recours à un produit qui se trouve dans le commerce et qui est précisément extrait de la Levure : la *nucléine de levure*. Malheureusement cette substance est insoluble dans l'eau. On peut bien en obtenir des solutions dans les alcalis dilués, mais celles-ci sont précipitées dès qu'on les met au contact des milieux artificiels qui doivent, nous l'avons vu, être de réaction acide. Le moyen que j'ai utilisé a consisté à broyer longuement la nucléine en poudre dans une portion de milieu nutritif, puis à l'incorporer à l'ensemble de ce milieu. La nucléine se trouve alors en fine suspension que l'on stabilise au moyen de coton hydrophile. Je pense que, dans ces conditions, une partie au moins de cette substance a dû être ingérée par les larves, mais il subsiste quelques doutes sur la réalité de cette absorption.

Malgré de très nombreux essais, je n'ai jamais constaté, en effet, que l'addition de nucléine augmentât en rien la valeur nutritive des milieux artificiels et ce résultat me paraît au moins suprenant. Cependant en examinant au microscope des larves élevées sur ce milieu et immobilisées par le compresseur, j'ai nettement vu, dans leur contenu intestinal, des particules solides qui ne pouvaient être que des grains de nucléine.

Cette inefficacité de la nucléine est demeurée la même, que cette substance ait été ajoutée à des milieux ne renfermant que de la peptone ou de la peptone-glucose ou de la peptone-lécithine ou de la peptone-glucose-lécithine.

(1) J'ai beaucoup regretté depuis de ne pas avoir utilisé la peptone de Witte dont les produits d'hydrolyse ont été bien étudiés par P. A. LEVENNE et D. D. VAN SLYKE.

En raison des conditions d'emploi de la nucléine, je m'abstiens de formuler des conclusions fermes à son sujet.

8° Action des substances extractives. — Une autre cause d'insuffisance de la peptone, en tant qu'aliment protéique, pourrait tenir au manque de substances extractives ou de certaines de ces substances. On sait, en effet, que ces extractifs jouent un rôle incontestable dans la nutrition. Les essais de culture en milieu artificiel de certains Microbes, tels que le Bacille de la tuberculose, ont montré la nécessité d'introduire dans la constitution de ces milieux des éléments tels que la créatinine et la sarcosine. Dans leurs recherches sur la culture du Bacille de la tuberculose, A. DELILLE, A. MAYER, G. SCHEFFER et E. TERROINE (16) ont montré que le développement du Bacille, très pauvre sur peptone de Witte, moyen sur peptone Chapoteaut, assez riche sur peptone de viande de bœuf, devenait excellent si, à ces trois peptones, on ajoutait du bouillon. C'est du reste la différence très remarquable que l'on observe, au point de vue de l'intensité de développement et de l'activité biochimique de la plupart des microbes, entre les cultures en eau peptonée et les cultures en bouillon.

Pour rechercher l'action de ces substances extractives, j'ai préparé un bouillon de viande de bœuf suivant la technique classiquement utilisée en bactériologie :

500 grammes de viande choisie et bien dégraissée sont hachés, puis mis à macérer dans un litre d'eau pendant 24 heures. Le mélange, constamment agité, est ensuite chauffé et porté à l'ébullition pendant 10 minutes. Le produit est filtré à chaud, sur un linge, puis sur papier Chardin mouillé, de façon à retenir les graisses.

J'ai alors essayé les milieux suivants :

Peptone	1 p. 100	1 p. 100
Glucose	1 p. 100	1 p. 100
Bouillon	100 cc ³	»
Eau distillée	»	100 cc ³
Sels minéraux $\approx$ 197 ou cendres de levure : dose normale		

Voici quels sont les résultats de cet essai :

1° *Sur milieu sans bouillon*, les larves s'accroissent pendant les 7 à 8 premiers jours, mais elles restent maigres et transpa-

rentes. Quelques-unes atteignent 2 millimètres, mais ne tardent pas à devenir immobiles et à mourir. Toutes sont mortes du quinzième au vingtième jour.

2° *Sur le même milieu à base de bouillon*, les résultats sont nettement améliorés. Les larves mesurent 2 millimètres dès le huitième jour, sont alors actives, mais transparentes. Elles atteignent 3 mm. 5 à 4 mm. 5 le quatorzième jour, du moins certaines d'entre elles. Sur 12 essais, on observe la formation de pupes dans trois tubes, à partir du douzième jour. On note, en effet, 19 pupes formées du dix-huitième au vingtième jour en D. A. 710; 5 pupes les dix-neuvième et vingtième jours en D. A. 721; enfin 16 pupes du quinzième au vingtième jour en D. A. 726. Les larves qui ne se transforment pas en pupes meurent du quinzième au vingt-cinquième jour.

Les pupes formées n'évoluent pas; elles sont petites, à peine colorées, se dessèchent rapidement et meurent. Cependant une pupa de D. A. 726, formée le quinzième jour, donna naissance 5 jours plus tard à une Mouche mâle, petite, malformée, transparente, pouvant à peine remuer qui mourut peu après son éclosion.

La comparaison des résultats montre que le bouillon, même en l'absence de graisses, exerce une action favorisante indéniable, qui est presque de même ordre que celle déterminée par l'addition de lécithine.

J'avais été naturellement amené à rechercher si l'utilisation combinée de lécithine et de bouillon ne donnerait pas des résultats supérieurs.

Malheureusement ces essais furent interrompus accidentellement et, ayant eu ensuite l'attention attirée dans une autre direction, je n'ai pu les recommencer que beaucoup plus tard et l'on verra qu'ils m'ont donné des résultats absolument contradictoires.

D'autres expériences ont été effectuées avec une solution concentrée d'extrait de Liebig dégraissé, dont j'ajoutais à différents tubes contenant 10 centimètres cubes de milieu artificiel, 1, 2, 4, 6, 8, 10, 15, 20, 30 et 50 gouttes.

Cet extrait s'est montré nettement toxique pour les larves et l'action a été d'autant plus marquée que la dose était plus grande. L'addition de 1 à 2 gouttes d'extrait donne des résultats comparables à ceux des témoins, mais à partir de cinq gouttes

on observe une mortalité rapide des larves et un retard net de la croissance. A la dose de 50 gouttes, toutes les larves sont tuées en moins de dix jours.

CONCLUSION DE CETTE PREMIÈRE SÉRIE D'ESSAIS. — Malgré le très grand nombre des essais effectués pour la constitution d'un milieu artificiel par voie synthétique, j'ai en somme échoué dans cette tentative. Sans doute j'ai pu reconnaître que, dans les conditions de nutrition utilisées, certaines substances étaient nuisibles, d'autres indifférentes, quelques-unes utiles, mais dans aucun cas je n'ai pu obtenir un milieu capable d'assurer le développement régulier des larves, l'élaboration des réserves grasses en quantité suffisante, ni surtout l'accomplissement normal des processus de métamorphose aboutissant à des adultes bien constitués.

A vrai dire, je suis loin d'avoir épuisé toutes les combinaisons et tous les essais de substances possibles, mais je me suis rendu compte que je pourrais continuer pendant longtemps ces tentatives, sans être assuré d'arriver à un résultat positif. Il faut, en effet, remarquer que, pour donner des résultats valables, l'essai de chaque milieu doit être fait non sur un tube d'élevage, mais sur un grand nombre, en raison des écarts parfois considérables que l'on relève et sur lesquels je reviendrai. Or, par suite de la lenteur du développement, chaque essai nécessite une observation continue pendant un mois environ. Aussi ai-je mis plus de deux ans à réaliser ces expériences qui, si elles apparaissent pauvres en résultats, ont cependant nécessité un travail considérable.

Au cours de ces recherches, j'ai cependant pu faire sur le comportement des *Drosophiles* certaines observations dont quelques-unes ont une portée générale.

Croissance larvaire et métamorphose. — Un fait uniformément observé est la dissociation qui existe, dans ces conditions de nutrition artificielle, entre le développement larvaire et le phénomène de métamorphose. En effet, tandis que, sur Levure, les témoins arrivent à la pupe en six jours et donnent la Mouche en onze, sur beaucoup de milieux artificiels, les larves s'accroissent infiniment plus lentement, atteignent cependant la taille adulte et peuvent même vivre un temps très considérable, pouvant égaler dix fois la période larvaire normale, mais

sans se métamorphoser. La différence essentielle que l'on observe entre ces larves et les larves témoins réside uniquement dans la constitution de leur tissu adipeux. Les larves sur Levure ont un tissu bourré de réserves et se métamorphosent rapidement ; les larves élevées sur milieux artificiels ont un tissu adipeux squelettique, vide de réserves et ne se métamorphosent pas. Dans les cas exceptionnels où cette métamorphose commence, quitte à s'arrêter à un stade plus ou moins précoce, on constate nettement que cela se produit seulement pour les larves qui, pour une raison ou une autre, ont emmagasiné dans leur tissu adipeux quelques réserves d'ailleurs peu abondantes. L'élaboration de réserves qualitativement et quantitativement suffisantes est donc l'une des conditions fondamentales de la métamorphose et l'aboutissant d'une nutrition larvaire normale.

Pupaison et métamorphose proprement dite. — Il faut aussi noter qu'il existe une différence très grande entre les conditions de formation de la pupa et celles de la métamorphose proprement dite. Celle-ci n'est réalisable que dans le cas de larves munies de réserves abondantes. Celle-là peut, au contraire, s'observer fréquemment sur des larves dépourvues de réserves, n'ayant même pas atteint la taille adulte. On voit notamment des larves se transformer en pupes alors qu'elles n'ont que les deux tiers ou les trois quarts de la taille définitive. Cette pupaison précoce, non suivie de métamorphose, s'est montrée conditionnée essentiellement par l'état hygrométrique du milieu. Telles larves qui resteraient 30 jours sans puper dans un milieu très humide, puperont beaucoup plus tôt si la surface du coton est sèche, ou si, par hasard, elles se sont élevées le long des parois du tube de culture et ont été ainsi entraînées dans une zone plus sèche. Fréquemment d'ailleurs, on observe, dans ces conditions, à côté de pupes très petites mais bien conformées, des pseudo-pupes dont la surface se dessèche et brunit comme celle des vraies pupes, mais qui conservent la forme allongée et parfois recourbée des larves dont elles proviennent.

Parésie observée sur les larves élevées en milieu artificiel. — Un troisième fait intéressant à signaler est l'état pathologique par lequel passent toutes les larves avant de mourir, quelle que

soit la constitution des milieux artificiels dont elles se sont nourries. Après une période de grande activité, où on les voit aspirer par d'incessants mouvements du pharynx le fluide nourricier, tôt ou tard on observe que leurs mouvements se ralentissent et se raréfient; les larves ne se déplacent plus que mollement à la surface du milieu, opèrent de temps en temps quelques mouvements de succion, puis tombent dans un état d'immobilité qui devient de plus en plus fréquent et prolongé. Finalement, elles restent immobiles pendant des heures, figées dans n'importe quelle position. Le vaisseau dorsal présente des contractions très lentes séparées par des pauses parfois excessivement longues; les mouvements de l'intestin sont également de plus en plus espacés. Cet état aboutit parfois très vite à la mort; parfois aussi il peut se prolonger pendant 20 jours et plus. J'ai vainement essayé de transporter, sur un bon milieu nutritif (Levure), ces larves, même au début de leur période d'immobilité. Toutes sont mortes, qu'elles aient ou non absorbé de la Levure. Au contraire, des larves placées sur un milieu nutritif insuffisant et transportées à temps sur de la Levure alors qu'elles n'ont que 1 mm. 5 ou 2 millimètres et sont très actives, s'y nourrissent, ne tardent pas à élaborer les réserves nécessaires et à se métamorphoser.

Ces phénomènes incurables de parésie sont à rapprocher dans une certaine mesure de ceux qui ont été observés chez les animaux supérieurs, nourris avec une alimentation artificielle ou dépourvue de certains principes encore mal connus. Je reviendrai sur cette question qui touche de près à la pathologie du béribéri dans un chapitre ultérieur.

Différences individuelles et sélection. — Une autre observation très importante qui résulte de ces expériences a trait à la diversité du comportement d'individus aussi semblables que possible comme origine et placés dans des conditions en apparence, au moins, identiques. Sur les bons milieux nutritifs ces différences s'observent aussi; certaines larves s'accroissent un peu plus vite que d'autres, aboutissent à des pupes et à des Mouches un peu plus grosses ou un peu plus petites, mais ces différences sont peu marquées. Sur les milieux artificiels qui sont des milieux pauvres, défavorables, ces différences individuelles apparaissent amplifiées et souvent considérables.

Déjà des divergences de cet ordre m'étaient apparues lors de mes recherches sur les Mouches de la viande; on en observe de semblables dans les comptes rendus des expériences de BOGDANOW et plus récemment de WOLLMAN. Ainsi que je l'ai montré, les larves de la viande dans les conditions normales se nourrissent des produits de la digestion opérée par les Microbes et ne produisent pas de ferments digestifs. Que certaines d'entre elles en secrètent quelque peu, c'est ce qui est assez vraisemblable, mais cette propriété n'est, dans les conditions normales de leur développement, d'aucune utilité et n'est décelée par rien. BOGDANOW et WOLLMAN ont confirmé ces vues, en montrant que, débarrassées de tout Microbe et placées sur de la viande stérilisée, ces larves sont très généralement incapables de se nourrir. Cependant on observe que quelques rares larves s'accroissent quand même, quoique très lentement, qu'elles liquéfient la gélatine, ce qui est la preuve de leur activité digestive sécrétoire. Tandis que les autres meurent d'inanition, ces larves à ferment deviennent de plus en plus fortes, se nourrissent de mieux en mieux et, après avoir traversé la crise du début, finissent tant bien que mal par réaliser leur métamorphose.

De même, dans tous mes élevages sur milieux artificiels, j'ai observé des différences considérables. Toutes les larves cependant proviennent toujours d'œufs pondus par des Mouches sœurs, de même âge; ces œufs ne présentent entre leurs dates de ponte que des différences de 48 heures au plus. Néanmoins on observe que, dans le même tube, certaines larves se développent à peine et meurent au bout de 6 jours par exemple, tandis que d'autres atteignent une taille double ou triple et vivent 10, 15, 20, 30 jours et parfois beaucoup plus. Les unes ont leur tissu adipeux absolument vide, d'autres y emmagasinent quelques rares réserves. La majorité meurent à l'état de larves, quelques individus arrivent cependant à puper ou plus exceptionnellement encore aboutissent à l'imago.

Ces différences sont d'autant plus intéressantes à étudier qu'elles sont comme l'image particulièrement nette de ce qui se passe lorsque les individus d'une espèce, à la suite d'un changement de milieu, se trouvent dans des conditions défavorables et risquent d'être anéantis. C'est alors qu'intervient cette sélection qui est la résultante du fait que tandis qu'un grand nombre d'indi-

vidus meurent, quelques-uns subsistent et seront peut-être capables de maintenir la continuité de la lignée, fut-ce au prix d'un changement morphologique ou physiologique des individus de cette lignée.

Dans le cas présent, les causes pour lesquelles tel individu subsiste, là où les autres meurent, apparaissent comme extrêmement complexes. Quelques-unes peuvent cependant être notées. J'ai déjà signalé que quand, par oubli, des cadavres de Mouches ont été laissés dans le milieu, les larves qui s'en nourrissent deviennent plus grosses que les autres et parfois se métamorphosent entièrement. Il y a là une cause d'erreur facile à éviter. Une autre condition importante est le nombre des larves. Alors que dans les tubes où la ponte a été peu abondante, les quelques larves écloses se développent fort mal, dans les tubes de même milieu où la ponte a été, par hasard, ou en raison du plus grand nombre de femelles, plus abondante, les larves très nombreuses évoluent mieux et plus rapidement. Cette influence du nombre des larves m'a paru, après maintes observations, se ramener à une question d'humidité et de facilité dans l'acquisition de la nourriture. Celle-ci se trouve, on le sait, supportée par du coton hydrophile, dont la surface est parfois assez sèche. Les larves, quand elles sont peu nombreuses, errent à la surface de ce coton mal imbibé et ne peuvent que difficilement absorber la nourriture. Si, dès le début du développement, avec une baguette de verre, on presse sur la surface du coton pour l'humidifier, le développement se fait bien. Si on n'intervient qu'au bout de quelques jours, les larves, qui n'ont pu s'accroître qu'à peine, sont en quelque sorte handicapées par leurs premiers jours de nutrition insuffisante et restent arriérées. Or, quand elles sont nombreuses, les larves pénètrent plus facilement entre le coton et la paroi du tube jusqu'au niveau du milieu nutritif. Une première vient qui s'insinue, par hasard, ou par suite de son chimiotropisme positif, entre le coton et la paroi, une deuxième, puis une troisième s'engagent de même dans le même chemin et l'approfondissent, on voit alors les larves pénétrer de plus en plus profondément, creuser de véritables galeries entre le coton et la paroi. Lorsqu'une larve est ainsi arrivée à un endroit où le milieu nutritif est facilement accessible, on ne tarde pas à voir en ce point 20, 30 larves rangées parallèlement, serrées les

unes contre les autres, retenues là parce que la nourriture y est abondante.

L'examen répété de milliers de tubes d'élevages m'a ainsi permis de constater que les larves qui pénètrent profondément entre le coton et la paroi du tube de verre, jusqu'à être parfois emprisonnées dans une logette renfermant la bulle d'air qu'elles ont entraînée avec elles, se développent plus vite que celles qui sont restées au voisinage de la surface. Leur devenir dépend alors de la facilité plus ou moins grande qu'elles auront au bout de quelques jours à regagner la surface, sans quoi elles meurent finalement asphyxiées. Cette observation est à rapprocher des constatations faites par WEINLAND sur des larves non aseptiques. Cet auteur a en effet constaté que la production des graisses se faisait mieux en milieu anaérobie qu'en présence de l'oxygène, mais l'interprétation de ce fait reste discutable en raison de la part que les bactéries peuvent prendre dans sa réalisation.

Le sort d'un individu se trouve ainsi dépendre de multiples conditions fortuites : sécheresse, humidité, proximité de la nourriture — surtout pendant ses premiers jours d'existence — nombre des larves, vie en surface ou en profondeur. Autant de conditions, réalisées par hasard, d'où dépendent la mort plus ou moins précoce ou la vie de la larve envisagée.

A côté de ces différences liées à des conditions extérieures diverses, il arrive que l'on note des différences individuelles qui ne paraissent pouvoir être rapportées à aucune cause extérieure et qui s'observent même si les larves proviennent toutes de la même femelle. Il est certain qu'il y a des différences constitutionnelles souvent minimes, pouvant influencer sur tout l'avenir de l'organisme. Une des plus faciles à imaginer est la plus ou moins grande quantité de réserves contenues dans l'œuf. Nous avons vu que, sur les milieux pauvres, les Mouches pondent des œufs moins riches en inclusions, ainsi que le montre l'examen direct, et qui finissent par avorter. On conçoit qu'entre cet état et l'état normal peuvent se rencontrer toutes sortes d'intermédiaires.

Je tiens à noter spécialement l'influence très grande des conditions externes, pendant les premiers stades de vie larvaire, qui retentit d'une façon définitive sur la résistance, la vitalité de l'individu, même lorsque celui-ci se trouve ensuite placé dans des conditions plus favorables.

En résumé, il ressort de ces constatations que les chances de salut, même limité à quelques individus de la lignée placée dans des conditions nouvelles défavorables, résident tant dans leurs différences constitutionnelles congénitales que dans des variations souvent minimes, et réalisées *par hasard*, des conditions extérieures. Conditions extérieures et constitutions réagissent d'ailleurs réciproquement les unes sur les autres. Ces expériences permettent ainsi de saisir un des aspects les plus intéressants de la sélection. A côté de la sélection darwinienne, basée sur les particularités utiles, il est une autre sélection, peut-être plus importante encore, mais désordonnée, qui résulte uniquement des conditions de vie réalisées au hasard, c'est-à-dire dépendant d'une série de causes dont chacune ne présente aucun rapport nécessaire avec l'effet produit.

IX

ESSAIS DE CONSTITUTION D'UN MILIEU NUTRITIF ARTIFICIEL PAR VOIE ANALYTIQUE

Toutes les expériences précédentes, outre les résultats particuliers qu'elles comportent, ont montré combien les divers milieux artificiels utilisés diffèrent profondément, au point de vue de leur valeur alimentaire pour les *Drosophiles*, de la Levure de boulangerie employée comme aliment témoin.

L'insuccès de mes premières tentatives me conduisit à rechercher quelles pouvaient être la ou les substances contenues dans la Levure et qui se trouvaient être indispensables à la nutrition des Mouches. Après étude, j'écartai tout d'abord l'hypothèse qu'il put s'agir de quelque élément minéral propre à la Levure et y existant même en très petite quantité. J'avais en effet mis dans mes milieux tous les éléments minéraux, acides ou bases, décelés par les analyses des cendres de Levure, et existant en quantité notable. D'autre part, j'avais préparé avec grand soin des cendres de levure que j'avais utilisées, après traitement nécessaire pour les dissoudre, pour la constitution de certains milieux artificiels au

lieu des solutions minérales fabriquées de toutes pièces que j'employais habituellement. Cette modification ne détermina aucun changement appréciable dans le comportement des Mouches ni des larves.

Il ne me parut pas non plus vraisemblable que la substance indispensable fut un hydrate de carbone. On sait que la Levure contient du glycogène mais, outre que l'addition de ce composé, de même que celle de glucose, n'avait pas modifié sensiblement la valeur des milieux artificiels, la Levure que j'utilisais avait souvent subi, intentionnellement, un début d'autolyse, avec destruction intracellulaire très rapide du glycogène accumulé. Or cette Levure, très appauvrie en hydrates de carbone, se montra un milieu excellent, aussi bon que de la Levure absolument fraîche et n'ayant pas subi d'autophagie.

Les recherches paraissaient donc devoir être limitées aux composés albuminoïdes, albumines, acides amidés, corps puriques, extractifs, etc., ou aux corps gras.

Je commençai par étudier l'action des graisses de la Levure pour la raison suivante : les larves, placées sur Levure, produisent et accumulent des quantités de graisse considérables. La Levure en contient, cela est certain, mais il y a, semble-t-il, une disproportion entre la quantité totale de graisse ingérée par une larve, sous forme de graisse de Levure, et la quantité énorme de graisse, mise en réserve dans son tissu adipeux. J'avais d'autre part constaté que même si des larves sont placées sur des milieux artificiels contenant une graisse et absorbent cette graisse, ainsi que cela a pu être constaté directement dans certains cas, ces larves ne réussissent à en mettre en réserve qu'une quantité insignifiante et, en tout cas, n'atteignent pas le terme de leur développement. Ces remarques, ainsi que beaucoup d'autres, m'avaient conduit à penser que les larves devaient réaliser facilement la synthèse des graisses aux dépens de substances contenues dans la Levure, et qui n'étaient ni des graisses, ni des hydrates de carbone. Je fus ainsi amené, pour essayer d'éclaircir cette question, à élever des larves sur de la Levure ayant subi un dégraissage prolongé et à rechercher si ce milieu serait encore apte à la nutrition des Drosophiles.

Levure dégraissée et graisses de levure.— La Levure contient une quantité assez élevée de graisse. Quelques dosages effectués

après saponification totale par la soude, libération des acides gras par l'acide chlorhydrique, traitement par l'éther absolu, puis par l'éther de pétrole m'ont fourni une teneur de 1 gr. 763 d'acides gras pour 100 grammes de Levure sèche, correspondant à environ 400 grammes de Levure fraîche (75 p. 100 d'eau). Ces acides gras ont un point de fusion assez élevé, sont solides à la température ordinaire, mais fusibles à 55°.

L'extraction totale de la graisse de Levure est une opération à peu près impossible, si l'on ne détruit pas au préalable par la soude la substance protoplasmique elle-même. Un semblable procédé ne pouvait convenir pour l'expérience projetée. D'autre part, il est certain qu'une simple macération dans l'éther, même prolongée pendant des mois, serait incapable d'opérer une extraction suffisante des graisses. Pour faciliter celle-ci, j'essayai de broyer, au préalable, les cellules de Levure, au moyen du broyeur à billes de verre de BORREL ⁽¹⁾. Au bout de 36 heures, la Levure en suspension dans l'alcool absolu était parfaitement broyée et ne montrait plus, à l'examen microscopique, de cellules intactes.

Avant de rechercher si la Levure ainsi broyée, puis dégraissée, avait encore la même valeur nutritive, j'essayai tout d'abord la Levure simplement broyée, non dégraissée. Pour cela l'alcool dans lequel elle se trouvait en suspension fut évaporé. La masse résiduelle fut additionnée de 2/3 d'eau, comme je faisais d'habitude, répartie sur coton, stérilisée à 120° et essayée. Or sur ce milieu, de consistance pâteuse, les larves, au sortir de l'œuf, errèrent à la surface sans en pouvoir absorber une parcelle et toutes moururent d'inanition au bout de deux ou trois jours. Seul l'état physique du milieu pouvait être incriminé. Il était évident que la Levure broyée, puis dégraissée, ne donnerait pas de renseignements plus intéressants.

J'eus alors recours au dégraissage de la Levure non broyée au moyen d'un appareil à extraction par l'alcool bouillant.

De la Levure ayant déjà séjourné quatre semaines dans l'alcool fut épuisée dans l'appareil à extraction par l'alcool à 100° bouillant pendant 10 heures. La masse résiduelle fortement décolorée fut ensuite séchée, pilée, humectée d'eau, puis soumise après séchage à une nouvelle extraction pendant 9 heures. La Levure extraite

(1) M. BORREL a bien voulu mettre à ma disposition le broyeur de son Laboratoire de l'Institut Pasteur; je lui adresse tous mes remerciements.

fut séchée, puis mise en suspension dans l'éther anhydre pendant 20 heures. Elle fut enfin lavée à l'alcool absolu, à l'acétone et desséchée à 50°.

Le liquide alcoolique ayant servi à l'extraction était, à chaud, transparent, d'une belle couleur jaune d'or. Par refroidissement, il se précipitait un produit blanchâtre, soluble à nouveau par chauffage et qui se déposait au fond du ballon.

La Levure dégraissée et séchée fut diluée dans de l'eau, dans la proportion usuelle de 2 parties pour 3 d'eau, puis additionnée de coton et stérilisée en tubes. Malgré le traitement subi, cette Levure restait en suspension dans l'eau et formait une émulsion tout à fait comparable à celle que l'on obtient avec de la Levure ordinaire.

Les résultats observés sur ce milieu sont les suivants : Les larves, très actives pendant les premiers jours, s'accroissent beaucoup plus lentement que sur les milieux témoins à Levure ordinaire. La taille des larves n'est en effet que de 1 mm. 5 le troisième jour, de 2 mm. 5 à 3 millimètres le cinquième jour. Vers le dixième jour, elles mesurent 2 mm. 5, 3 mm. 5 et même 4 millimètres. Elles sont encore actives, mais transparentes et leur tissu adipeux reste dépourvu de réserves. Quelques larves atteignent 4 mm. 5 ; dans 1 tube sur 8 apparurent même quelques pupes, petites, 5 le quatorzième jour, puis 9 autres un peu plus tard. Ces pupes moururent sauf une qui donna naissance à une Mouche très petite, éclore le dix-neuvième jour. Une autre pupa laissait voir la Mouche bien formée à son intérieur, mais celle-ci mourut avant d'éclore. Cette formation de pupes resta exceptionnelle. Dans les autres élevages, toutes les larves moururent du quinzième au dix-neuvième jour, après avoir présenté les phénomènes, que nous connaissons, de diminution progressive de l'activité et d'inertie prolongée précédant la mort.

La valeur nutritive de cette Levure dégraissée peut être, d'après les résultats, comparée à celle des milieux artificiels à peptone et lécithine que j'avais déjà employés. Il est donc évident que là où les substances indispensables avaient passé dans l'extrait alcoolique, la levure extraite s'en trouvant dépourvue ou à peu près.

Quelles étaient ces substances ?

Extrait alcoolique de levure. — Il eut été très intéressant

d'étudier précisément le liquide d'extraction de cette Levure devenue insuffisante. Malheureusement il fut perdu par accident.

Un nouvel extrait fut préparé de la manière suivante : 100 grammes de Levure furent épuisés par l'alcool absolu bouillant, dans l'appareil à extraction pendant 16 heures. L'extrait, de couleur jaune d'or, présentait par refroidissement un dépôt blanc jaunâtre, constitué en majeure partie par un corps gras. On évapora l'extrait total et on reprit le résidu par l'alcool à 70° froid. Celui-ci put dissoudre une bonne partie de l'extrait et se colora en jaune d'or. Il resta une partie blanc-jaunâtre insoluble, que l'on sépara par filtration et qui se montra constituée en presque totalité par des corps gras.

La liqueur alcoolique fut évaporée et le résidu fut repris par l'eau chaude, puis filtré sur papier Chardin mouillé. Ce résidu étant à peu près intégralement soluble dans l'eau, il ne resta que très peu de choses sur le filtre. Il est bien évident qu'un semblable extrait ne contenait plus que des traces de graisses.

Un milieu fut alors préparé, contenant 2 p. 100 de peptone, les sels minéraux usuels et 25 centimètres cubes de cet extrait de levure.

Sur ce milieu (milieu sans corps gras, mais avec extrait de levure) les résultats sont restés très médiocres : les larves atteignirent la taille $1/4$, le quatrième jour, puis s'accrurent plus lentement atteignant $1/2$ vers le huitième jour et $3/4$ vers le quinzième ou seizième jour. Dès le dix-huitième jour, on nota des cadavres, presque toutes les larves étaient mortes le vingt-cinquième jour. Les larves restèrent maigres et transparentes, leur tissu adipeux étant dépourvu de réserves. Dans aucun cas, il n'y eut formation de pupes.

Si l'on rapproche ce résultat de celui de l'expérience avec levure dégraissée, il semble qu'il faille uniquement mettre en cause les graisses de Levure.

En effet :

1° La levure dégraissée est insuffisante.

2° La substance utile passe dans l'extrait alcoolique total.

3° Cet extrait, privé de graisse, est insuffisant, d'où l'on pourrait, semble-t-il, conclure que la substance indispensable n'est autre que la graisse de Levure.

Cependant une telle conclusion serait certainement erronée :

j'avais en effet effectué, entre temps, des expériences avec un milieu artificiel constitué par de la peptone et des sels minéraux, avec addition de ces graisses de Levure seules et je l'avais étudié comparativement avec le milieu peptone-lécithine. L'addition de graisses de Levure ne se montra pas supérieure à l'addition de lécithine.

Je fus ainsi conduit à cette nouvelle conclusion : il faut ajouter au milieu peptone-sels non seulement un corps gras (graisse de levure ou lécithine) mais aussi l'*extrait alcoolique dégraissé* qui, lui, contient la substance indispensable.

Je constituai alors un nouveau milieu (β 66) ainsi constitué :

Peptone	2 p. 100
Lécithine	0,50 p. 100
Extrait de levure	50 cm ³
Sels minéraux	Q. S.
Eau distillée	p. 100 parties

Sur ce milieu (fig. 8) la ponte fut abondante, comme sur tous les milieux à lécithine ; les larves s'accrurent rapidement atteignant la taille $1/3$ à $1/2$ vers le quatrième jour, $3/4$ le sixième et $1/1$ le septième jour. Dans tous les tubes apparurent des pupes dès le septième, neuvième, dixième ou onzième jour. Il s'en forma de 12 à 50 (exactement 12, 30, 25, 46, 50). Un certain nombre de ces pupes moururent sans évoluer, mais dans tous les tubes quelques-unes donnèrent des Mouches dont l'éclosion survint du douzième au dix-septième jour. On obtint exactement pour 5 tubes : 7 Mouches, 30 Mouches, 6 Mouches, 15 Mouches, 4 Mouches au bout de 18 jours, date où l'observation fut interrompue et où de nombreuses pupes encore vivantes paraissaient prêtes à éclore.

Cette expérience fut faite en prenant pour témoin un milieu artificiel composé de peptone, lécithine et sels minéraux, mais sans extrait alcoolique dégraissé de Levure. Ce milieu témoin donna les résultats connus (mort de la plupart des larves, formation de quelques pupes très rares et tardives, pas de Mouches).

Bien que sur les deux milieux, les larves aient disposé de lécithine, celles vivant sur le témoin n'emmagasinèrent donc que des quantités infimes de graisse dans leur tissu adipeux et restèrent transparentes. Au contraire, celles élevées sur milieu à extrait de Levure dégraissé et lécithine présentèrent un corps

adipeux de plus en plus gros, devenant opaque et dont les cellules étaient bourrées d'inclusions graisseuses.

En somme, pour la première fois, j'obtenais un milieu nutritif, permettant le développement complet de la majorité des individus avec cependant une mortalité et une durée de développement évidemment plus grandes que sur Levure témoin (pupes en 7 à 12 jours au lieu de 6 et Mouches en 12 à 16 jours au lieu de 11).

Ces expériences montrent nettement qu'un milieu contenant de la peptone, de la lécithine, et des sels minéraux (ce qui est

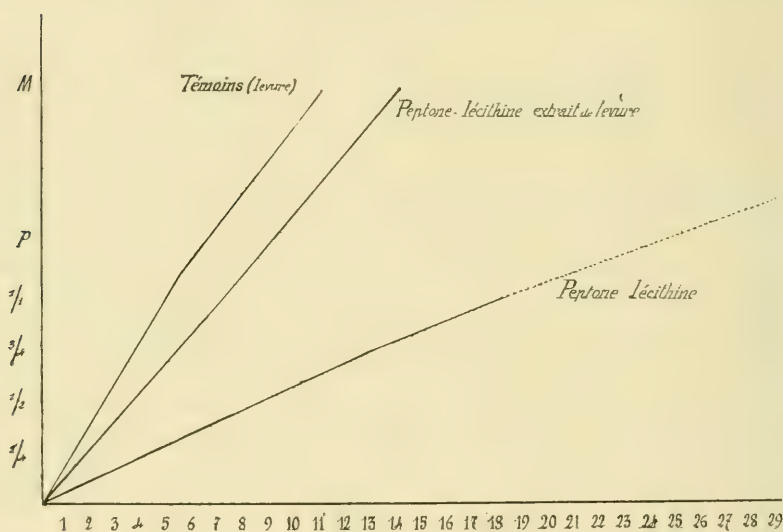


Fig. 8. — Courbes montrant le développement comparé des *Drosophiles* sur Levure, milieu peptone-lécithine et milieu peptone-lécithine, additionné d'extrait alcoolique dégraissé de Levure.

insuffisant), devient un milieu déjà très convenable si on lui ajoute l'extrait alcoolique de Levure, privé de ses graisses. Sous l'influence des substances contenues dans ce produit, ou bien les larves réalisent une synthèse des graisses aux dépens de ces substances ou de la peptone, ou bien deviennent capables de tirer de la lécithine un parti qu'elles ne pouvaient en tirer en leur absence. Il y a vraisemblablement les deux choses, puisque l'utilisation de la lécithine ressort du fait que l'addition de l'extrait de Levure à un milieu sans lécithine reste inefficace.

Pour terminer, je conclurai que la ou les substances indispensables, telles qu'on peut les extraire du corps de la Levure fraîche sont caractérisés par leur solubilité :

- 1° dans l'alcool à 100° bouillant,
- 2° dans l'alcool à 70° froid,
- 3° dans l'eau bouillante,
- 4° dans l'eau froide.

Ce ne sont pas des graisses ; ce ne sont ni des albumines, ni des peptones (la réaction du biuret est négative) ; ce ne sont pas des corps réduisant la liqueur de Fehling. Je m'en tiendrai pour le moment à ces premières constatations.

Essai des autolysats de Levure. — Le procédé d'extraction que j'avais employé est long et ne peut être réalisé que sur de petites quantités de Levure à la fois. Comme j'avais besoin d'extrait de Levure en grande quantité, je m'adressai à un autre procédé de solubilisation des constituants de la Levure qui m'a donné des résultats excellents.

On sait que la Levure, sortie de la cuve à fermentation et lavée, ne tarde pas, se trouvant privée d'aliments, à présenter une véritable autodigestion. C'est le phénomène d'autophagie de la Levure consistant en une fermentation suivie de liquéfaction, qui a été étudié par THÉNARD, PASTEUR, SCHUTZENBERGER et DESTREIN, etc., et que l'on rattache actuellement à la catégorie générale des phénomènes d'autolyse.

L'assimilation des cellules de Levure se trouvant brusquement supprimée par la cessation de l'apport alimentaire, les phénomènes de désassimilation, c'est-à-dire de destruction cellulaire l'emportent. Il y a d'abord fermentation intense, en même temps que disparaît le glycogène renfermé dans la cellule de Levure. La substance vivante est ensuite progressivement dissoute et détruite. Dans ces transformations interviennent les mêmes agents que dans la vie normale, c'est-à-dire les diastases intra-cellulaires. La Levure se digère elle-même.

NOLFF a indiqué un procédé industriel qui permet d'extraire par autolyse, de la Levure pressée du commerce, un produit qui possède la saveur du bouillon et qui peut remplacer, dans les usages culinaires, les extraits de viande. Pour obtenir cette autolyse, il suffit de délayer dans l'eau la Levure et de la maintenir

à une température comprise entre 50° et 60°. Dans ces conditions la chaleur s'oppose à la pullulation des germes sans nuire aux fermentations qui produisent l'autolyse. Les matières albuminoïdes de la Levure passent dans l'eau et, si l'on attend un temps suffisant, on constate que le liquide finit par ne plus donner les réactions des peptones. Les albuminoïdes se trouvent alors en majeure partie sous la forme d'acides amidés, d'amides et de bases puriques.

Les travaux déjà anciens de SCHÜTZENBERGER (1874), de SAL-KOWSKY (1899-90), de KOSSEL, de BÜCHNER, de GERET et HALIN ont montré que, pendant l'autophagie de la Levure, on voyait prendre naissance de l'alcool, de l'acide carbonique, des éthers, puis des bases nucléiques (guanine), des bases hexoniques, des acides amidés : tyrosine, leucine. KUTCHER a mis en évidence la présence d'adénine, de lysine, d'arginine, d'acide aspartique. A. HARDEN et S. PAINE (1912) ont montré que la glycogénase transformait le glycogène en sucre et que secondairement la zymase dédoublait celui-ci en gaz carbonique et alcool. KUTCHER et LEHMANN (1903) ont signalé la présence, dans l'autolysat de levure, de choline provenant de la décomposition de la lécithine ; 10 litres de Levure ont fourni 2 gr. 35 de chloraurate de choline, ce qui indique une teneur assez élevée en lécithine. Une étude d'ensemble des constituants de l'autolysat de Levure reste à faire.

Je vais maintenant relater les résultats de trois séries d'expériences faites avec ces autolysats de Levure, employés tels quels ou après certains traitements.

1^{re} série d'expériences

On dilue, dans un vase flambé, 150 grammes de Levure dans 200 centimètres cubes d'eau distillée bouillie et on maintient le tout pendant quatre jours à 55°. Le liquide subit une fermentation intense pendant les premières vingt-quatre heures, puis se colore progressivement en brun en même temps que sa réaction devient nettement acide. Dans le fond du bocal se trouve la Levure incomplètement détruite, dont la membrane est intacte et qui renferme encore, ainsi qu'en témoignent des colorations électives, la majeure partie de ses substances nucléiniques.

On filtre sur papier Chardin pour séparer la partie soluble de la Levure non autolysée. On obtient un liquide brun, trouble, contenant des particules en suspension colloïdale, dont on conserve une partie telle quelle (α 240). Une autre partie de cet autolysat est filtrée sur bougie à l'aide du vide. On obtient ainsi un liquide brun, parfaitement clair, et transparent (α 241).

Enfin on mélange une troisième portion de l'autolysat opalescent avec une partie équivalente de la Levure non digérée restée sur le premier filtre. Ce mélange constitue le milieu α 242.

On étudie ensuite le développement des Drosophiles sur ces trois milieux, ainsi que sur Levure ordinaire servant de témoin (fig. 9).

Voici les résultats de ces essais :

1° *Sur Levure témoin*, formation régulière de pupes en cinq à sept jours et éclosion de Mouches au bout de onze à treize jours.

2° *Sur autolysat brut* (α 240) le développement se fait très bien, mais avec un léger retard sur les témoins ; il y a formation de pupes en neuf à quatorze jours et naissance de Mouches en seize à dix-huit jours. Un certain nombre de larves meurent sans puper, mais toutes ont des réserves dans leur tissu adipeux. Il y a des pupes dans tous les tubes, mais elles sont plus ou moins nombreuses : on en compte suivant les élevages 15 à 20, 40 à 50 ou une centaine. Le nombre des Mouches varie parallèlement (5, 15, 30 à 40, 50). Les Mouches nées dans ces conditions sont vigoureuses. Transportées sur Levure, elles y ont donné une deuxième génération abondante. Le retard constaté n'a rien d'étonnant si l'on songe que cet autolysat, obtenu au bout de quatre jours seulement, correspond à un poids sec très faible par rapport à celui de la Levure normale.

3° *Sur autolysat brut + Levure partiellement digérée* (α 242), le développement se poursuit très régulièrement. Toutes les larves se transforment en pupes. Celles-ci apparaissent au bout de neuf à onze jours. Les Mouches commencent à naître au bout de quinze à dix-sept jours. Les pupes sont nombreuses (40 à 100) et on obtient un nombre presque identique de Mouches.

Toutes ces Mouches ont donné, *sur place*, une deuxième génération.

Il est intéressant de noter que sur ce milieu qui contient en somme tous les principes de la Levure, le développement subit un retard de même ordre de grandeur que celui observé sur autolysat brut seul. Ceci paraît être en rapport avec le changement d'état physique et avec les transformations chimiques consécutives à l'autolyse. Cependant ce milieu est d'action plus régulière que l'autolysat seul, en ce sens que la quasi totalité des larves se transforment en pupes et que presque toutes celles-ci évoluent complètement jusqu'à l'imago.

4° *Sur autolysat filtré* (α 241) les choses en vont tout autrement. Sur plusieurs dizaines de larves constatées dans chaque tube, quelques-unes seulement se transforment en pupes (4, 5, 2, 7, 1, 3 pupes). Ces quelques pupes n'apparaissent qu'au bout de quatorze à seize jours. Dans trois tubes seulement quelques pupes donnent naissance à des Mouches (3, 3, 1) qui naissent du vingt et unième au vingt-cinquième jour. La majorité des larves ne dépassent pas la taille $3/4$, mais restent en vie pendant plus de 25 jours.

L'autolysat brut α 240 présentait les quelques caractères sui-

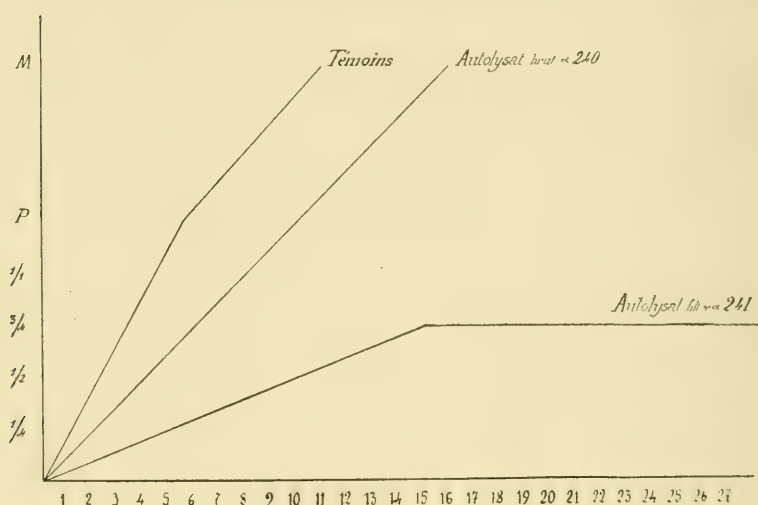


Fig. 9. — Courbes montrant le développement comparé des *Drosophiles* sur Levure témoin, sur autolysat brut à 240 et sur autolysat filtré à 241.

vants : par addition d'un volume d'alcool absolu, formation d'un précipité blanc, qui, séparé par filtration, s'est montré insoluble dans l'eau, mais pouvait y être mis en suspension, constituant alors un liquide opalescent, blanchâtre, ne donnant pas la réaction du biuret, ni celles du glycogène.

La liqueur alcoolique donne, après évaporation, un produit ayant la consistance, l'aspect et l'odeur de l'extrait de Liebig, à peu près entièrement soluble dans l'eau. La liqueur aqueuse obtenue est acide au tournesol, donne un biuret rougeâtre (peptones), n'est pas précipité par ébullition, ni par neutralisation (pas d'acidalbumines), ne réduit pas la liqueur de Fehling.

2° série d'expériences

On met en autolyse, à 55°, 500 grammes de Levure de boulangerie dans 600 grammes d'eau bouillie, pendant cinq jours. On filtre comme précédemment sur papier Chardin et on obtient un autolysat brut, opalescent (α 251). Cet autolysat est fortement acide; cette acidité après dosage correspond à 4 gr. 5 de SO_4H^2 par litre. Il donne un biuret rouge sombre. Par neutralisation on obtient un très léger précipité d'acidalbumines.

L'addition de sulfate d'ammoniaque à saturation donne un très léger précipité d'albumoses. Ce liquide ne réduit pas la liqueur de Fehling.

Sur autolysat brut α 251, expérimenté à 23°, la ponte est abondante, les larves atteignent les tailles $3/4$ et $1/1$ du huitième au neuvième jour. Dès le douzième jour apparaissent des pupes, dont on observe parfois un nombre élevé (4, 20, 18, 157, 8, 10, 35, 28, 40, 10, 12, 10, 14, 15, 1). Pratiquement la presque totalité des larves se transforme en pupes. Les seize, dix-sept et dix-huitième jours éclosent les premières Mouches. Cette éclosion se poursuit jusqu'au vingt-cinquième jour. Beaucoup de pupes ne donnent pas de Mouches, cependant celles-ci s'observent en nombre déjà important (4, 17, 15, 50, 4, 7, 25, 23, 40, 8, 8, 5, 10, 9, 1). Laissées sur place ces Mouches vivent encore une vingtaine de jours, parfois davantage et, dans trois tubes, donnent une deuxième génération. La température de l'étuve s'étant trouvée abaissée accidentellement, du seizième jour au vingt-deuxième, à environ 20°, il faut tenir compte de ce fait qui a naturellement déterminé un léger retard dans l'éclosion des Mouches.

Cet autolysat représente en somme un aliment complet pour la Mouche, mais le développement s'y fait plus lentement et moins régulièrement que sur la Levure, ce qui est vraisemblablement dû en grande partie à sa moindre concentration en principes nutritifs.

J'ai fait plusieurs expériences pour voir si, en ajoutant à cet autolysat diverses substances, il serait possible de combler ce déficit alimentaire; j'ai pour cela préparé des milieux constitués par l'autolysat brut α 251, additionné de peptone 2 p. 100, ou glucose 1 p. 100, ou lécithine 1 p. 100 ou peptone-glucose, ou peptone-lécithine.

a) L'addition de peptone seule a permis une croissance plus rapide des larves et une formation plus précoce des pupes, cel-

les-ci apparaissant les onzième, douzième, treizième jour. Sur 40 larves, il se forma environ 30 pupes, sur 15 larves 12 pupes, etc. Dès le seizième jour naquirent les premières Mouches.

L'action de la peptone est sans doute peu marquée; mais sa présence n'est en tout cas pas nuisible et l'élévation de la teneur du milieu en protéique paraît plutôt favorable.

b) Par contre l'addition de *glucose* non seulement ne détermina aucune amélioration de la valeur nutritive du milieu, mais provoqua plutôt un léger retard dans la croissance larvaire et une augmentation de la mortalité. Les premières pupes apparurent les onzième, quatorzième et dix-septième jour. Leur nombre resta peu élevé (17, 12, 10). L'éclosion des Mouches, d'ailleurs peu nombreuses (10, 5, 1), ne se fit pas avant les dix-septième, vingtième et vingt-sixième jours.

c) L'addition simultanée de *peptone* 2 p. 100 et *glucose* 1 p. 100 exerça une légère amélioration comparable à celle provoquée par la peptone seule. Les pupes apparurent dès le onzième jour, on en compta 12, 7, 40. Les premières Mouches naquirent vers le dix-septième ou dix-huitième jour. On en nota 6, 6, 24.

d) La *lécithine* exerça une action notable, non sur la durée du développement, mais sur le nombre des individus qui arrivèrent à l'imago. Les pupes apparurent en onze jours et les Mouches en dix-sept. On compta 45 pupes et 40 Mouches dans un tube, 56 pupes et 35 Mouches dans un autre.

e) En ajoutant simultanément de la *peptone* et de la *lécithine*, on obtint les meilleurs résultats. La durée du développement se trouva très légèrement diminuée. Dans un cas, par exemple, la première éclosion eut lieu dès le quinzième jour. Le nombre des larves qui réussirent à puper et celui des pupes qui donnèrent des Mouches fut très élevé (dans un cas 200 pupes et plus de 50 mouches écloses le vingtième jour).

Ces expériences montrent donc que l'autolysat brut, déjà complet en tant qu'aliment, peut être amélioré par addition de peptone et surtout de lécithine, mais la rapidité de croissance des larves demeure encore inférieure à ce qu'elle est sur levure témoin. Ce résultat peut être dû à la présence de substances toxiques ou retardantes ayant pris naissance par suite des transformations autolytiques. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de cette hypothèse.

L'autolysat brut α 251 fut, comme le précédent, filtré sur bougie. On obtint un autolysat filtré de couleur brune, parfaitement transparent, α 264. Les parties insolubles dans l'eau, restées à l'intérieur du filtre, furent recueillies et mises en suspension dans l'eau. On vérifia que ce résidu ne contenait pas de Levure intacte.

Sur *autolysat filtré* α 264, le développement se montra comme dans la première série d'expériences, très différent de ce qu'il était sur le même autolysat non filtré. Les larves s'accrurent lentement. Elles atteignirent la taille $1/3$ à $1/2$ vers le huitième jour. Elles restèrent transparentes et dépourvues de réserves. Vers le quinzième jour, la plupart atteignirent la taille $3/4$. Vers le vingtième jour, on compta déjà de nombreux cadavres. On trouva encore quelques larves vivantes, mais inertes, les vingt-sixième et vingt-septième jours. Toutes étaient mortes le trentième jour sans qu'aucune ait réussi à puper.

Il est donc nettement établi que *l'autolysat filtré est incapable d'assurer la nutrition des larves, par le fait que l'on a retiré de l'autolysat brut les particules insolubles qui s'y trouvaient en suspension et qui ont été retenues dans le filtre.*

A cet *autolysat filtré*, j'ai ajouté de la peptone à 2 p. 100, de la peptone et du glucose, de la peptone et de la lécithine. Ni la peptone seule, ni la peptone-glucose n'ont amélioré sensiblement la valeur nutritive de ce milieu; les larves moururent dès le quinzième jour après avoir atteint la taille de $1/2$ à $3/4$, sans avoir pu accumuler de réserves, ni se transformer en pupes.

Par contre, l'*addition de lécithine* détermina une amélioration considérable. Tout d'abord la ponte fut sur un semblable milieu très abondante. Les larves atteignirent la taille $3/4$ dès le huitième jour et on nota l'apparition des premières pupes dès les dixième, onzième ou douzième jours. Ces pupes furent nombreuses (150, 200, 100, 200). L'éclosion des premières Mouches se produisit dès les dix-septième et dix-huitième jours. On en compta de 40 à 50 au moins.

Cette expérience montre que *l'addition de lécithine à l'autolysat filtré* constitue un milieu comparable au point de vue de sa valeur nutritive à l'autolysat trouble, primitif et, d'autre part, que la lécithine et une certaine quantité de peptone mises à part, l'autolysat filtré contient tous les principes indispensables au développement des Mouches.

3^e série d'expériences.

Je préparai un troisième autolysat en laissant pendant 4 jours à 55° 3 kilogs 500 de Levure délayée dans 3 litres d'eau bouillie. Après filtration sur papier, je recueillis 3 litres 500 d'un autolysat trouble, de teinte jaune foncé (α 285). Une partie de cet autolysat fut filtré sur bougie et je recueillis séparément cet autolysat filtré et transparent (α 281) et le produit obtenu en râclant l'intérieur de la bougie et mis en suspension dans l'eau (β 69).

J'ai étudié comparativement :

- 1° La Levure témoin.
- 2° L'autolysat brut trouble α 285.
- 3° L'autolysat filtré α 281.
- 4° Un milieu artificiel.

Peptone	2 p. 100
Lécithine	1 p. 100
Sels minéraux	Q. S.

5° L'autolysat filtré + le milieu artificiel.

6° L'autolysat filtré + peptone 2 p. 100.

7° L'autolysat filtré + lécithine 1 p. 100.

8° Le résidu resté dans le filtre, β 69.

Les résultats ont été les suivants (fig. 10).

1° Sur *Levure témoin*, développement très régulier ; pupes en 7 à 8 jours (à 23°) et Mouches en douze à treize jours.

2° Sur *autolysat brut trouble*, les premières pupes apparaissent en quatorze à seize jours et les Mouches naissent à partir du dix-huitième ou vingtième jour.

3° Sur *autolysat filtré*, les larves ne dépassent pas la taille $3/4$ qu'elles atteignent vers le dix-huitième jour ; on note des cadavres dès le treizième jour. Celles qui persistent restent transparentes, il se forme exceptionnellement quelques pupes petites, au bout de vingt à vingt-cinq jours. Une seule donne naissance, le trente-cinquième jour, à une Mouche de petite taille.

4° Sur *milieu artificiel*, les résultats sont, malgré la présence de lécithine, toujours médiocres. Les larves atteignent la taille $3/4$ vers le dix-huitième jour ; certaines meurent dès le quinzième jour. Quelques larves arrivent exceptionnellement à se transformer en pupes (Sur 50 larves environ par tubes : 1 pupa le ving-

tième jour; 2 pupes le vingt-troisième; 1 pupa le dix-huitième jour, suivie dans ce tube de treize autres; 2 pupes le vingt-troisième jour; 0 pupa au bout de 60 jours). Aucune pupa ne donne naissance à la Mouche. Quelques larves vivent très longtemps quoiqu'à peu près inertes. Dans un tube, on en trouve deux encore vivantes le cinquante-quatrième jour.

5° Sur le mélange : *autolysat filtré* + *milieu artificiel*, le résultat est comparable à celui qui est fourni par l'autolysat

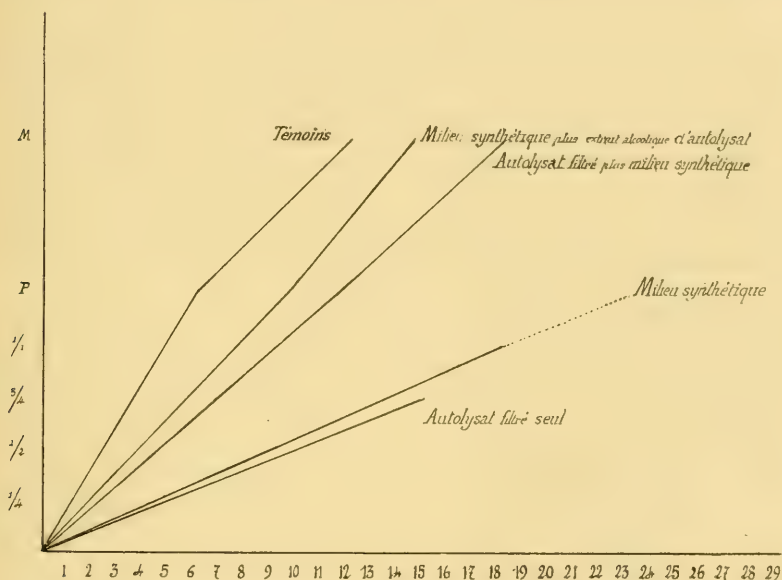


Fig. 10. — Courbes montrant le développement comparé des *Drosophiles* sur Levure, milieu artificiel, autolysat filtré à 281, autolysat filtré + milieu synthétique et milieu synthétique + extrait alcoolique d'autolysat.

non filtré. Les larves se transforment en pupes, dès le douzième, treizième ou quinzisième jour. On en compte selon les tubes 60, 75, 15, 25; les pupes donnent, du moins un certain nombre d'entre elles, naissance à des mouches à partir du dix-septième ou dix-neuvième jour.

6° Sur l'autolysat filtré + *peptone*, on ne note qu'une très légère amélioration par rapport à ce qui se passe sur autolysat filtré seul. On obtient quelques pupes peu nombreuses vers le

dix-huitième jour (5 pupes, 1, 8, 4, 6). Aucune pupa ne donne naissance à la mouche.

7° *Sur autolysat filtré + lécithine*, le résultat est tout à fait comparable à celui que donne l'addition du milieu artificiel tout entier. Les pupes sont obtenues en douze à quatorze jours. Les larves sont turgescentes, non transparentes, et ne meurent qu'exceptionnellement. Les Mouches éclosent entre le dix-huitième et le dix-neuvième jour.

8° Enfin en mettant en suspension dans l'eau, contenant 1 p. 100 de peptone et les sels minéraux usuels, le produit obtenu en râclant l'intérieur de la bougie filtrante, on obtient un résultat semblable à celui que détermine l'addition de lécithine à l'autolysat filtré. Les pupes apparaissent nombreuses en 9, 10, 11 jours et les Mouches éclosent dès le treizième ou quatorzième jour.

Ce résidu est donc à la fois très riche en un composé identique ou semblable à la lécithine et contient également la ou les substances indispensables de l'autolysat.

Conclusion de ces trois séries d'expériences. — Résumons maintenant les résultats de ces diverses expériences pour en tirer les conclusions.

Nous savons que toutes les recherches effectuées pour constituer des milieux artificiels ont échoué, que le meilleur d'entre ces milieux, composé de peptone, de lécithine et de sels minéraux, est incapable d'assurer la nutrition de la *Drosophile* et de lui permettre d'effectuer régulièrement son développement complet.

Par contre, on peut, par autolyse de la Levure, obtenir un produit brut, contenant des particules en suspension, qui, bien qu'avec une moindre rapidité, permet régulièrement à la larve de croître, d'effectuer sa métamorphose et d'aboutir à l'imago.

Cet autolysat devient par contre insuffisant si on enlève les particules en suspension qu'il contient, par filtration sur bougie.

Me trouvant ainsi en présence de deux milieux nutritifs insuffisants : milieu artificiel et autolysat filtré, je les ai mélangés et j'ai constaté que ces deux milieux, insuffisants isolément, devenaient un substratum nutritif excellent, quand on les réunissait.

Or le milieu artificiel ajouté à l'autolysat filtré contient trois catégories de substances, de la peptone, de la lécithine et des sels minéraux. Une expérience faite en ajoutant à l'autolysat filtré la peptone et la lécithine, sans les sels minéraux, a montré que ce n'était pas ceux-ci qui manquaient à l'autolysat filtré. L'addition de peptone seule a été à peine efficace, tandis que l'addition de lécithine seule à l'autolysat filtré en a fait un milieu excellent.

Nous pouvons donc conclure maintenant :

1° *En fournissant aux larves de la lécithine, plus les substances de l'autolysat filtré, nécessaires, mais non suffisantes, on obtient un milieu nutritif complet.*

2° *Un milieu composé de peptone, lécithine, sels minéraux, par lui-même insuffisant, devient un aliment complet si on lui ajoute les substances contenues dans l'autolysat filtré.*

Tous les efforts devaient donc tendre naturellement, après cette constatation, à essayer de connaître et d'isoler la ou les substances nécessaires contenues dans l'autolysat filtré.

Production des graisses du tissu adipeux aux dépens des albuminoïdes dans certaines conditions. — Auparavant, je tiens à attirer l'attention sur les résultats particuliers fournis par l'emploi de l'autolysat filtré, seul ou additionné de peptone. Ce milieu ne contient pas de graisses ; je n'en ai pas trouvé trace en effectuant la recherche des graisses après saponification totale d'une grosse quantité de cet autolysat.

Or, sur un semblable milieu, si d'une façon générale les larves restent transparentes et meurent sans puper, avec un tissu adipeux assez pauvre en réserves, quelques-unes ont pu, par contre, se développer jusqu'à la pupe et même, dans un cas ou deux, donner exceptionnellement naissance à des mouches. L'examen microscopique du corps adipeux de semblables larves a montré l'existence de nombreuses vacuoles réfringentes, colorables en noir par l'acide osmique, en rouge par le Sudan III, qui sont incontestablement constituées par des graisses (fig. 5, pl. II).

Cette constatation permet d'affirmer qu'en l'absence de graisses et de sucres, du moins de sucres réducteurs (il y a d'ailleurs peu de chance pour que des sucres aient pu persister dans l'autolysat), les larves sont susceptibles, à des degrés divers, de fabriquer des graisses aux dépens des substances albuminoïdes

et de les mettre en réserves. Cette transformation est par contre irréalisable si le milieu albuminoïde est constitué par la peptone seule, ainsi que l'a montré l'étude microscopique du tissu adipeux (fig. 1, pl. II).

Cette synthèse des graisses reste, en tout cas, une opération précaire. La quantité de graisse emmagasinée et le retentissement de cette réserve sur le reste du développement n'ont rien de comparable à ce qui s'observe quand, au même autolysat filtré, on a ajouté de la lécithine. Cette première indication, qui confirme la réalité d'une transformation aseptique des albuminoïdes en graisses par les larves de Mouches, montre que ce processus reste très limité et que la majeure partie des réserves adipeuses paraît provenir d'une utilisation directe des graisses alimentaires.

Essais d'isolement de la substance nécessaire contenue dans l'autolysat. — Les recherches ayant trait à cette tentative ont été interrompues brusquement et sont restées incomplètes. Du moins quelques précisions peuvent être déjà apportées.

Il est extrêmement difficile d'analyser un produit aussi complexe qu'un autolysat de Levure et d'isoler, d'un semblable mélange, les différents éléments qui le constituent pour rechercher quel est, parmi eux, celui ou ceux dont la présence est indispensable à la nutrition des mouches.

Au sujet de la nature de cette substance indispensable plusieurs hypothèses peuvent être faites, dont un certain nombre sont dès maintenant à éliminer.

1° Il ne s'agit certainement pas de graisses neutres, ni d'acides gras, ni de lipoïdes pour la raison que ces substances, sont insolubles dans l'eau ou que celles qui pouvaient s'y trouver en suspension (lécithine) ont été retenues par la filtration sur bougie.

J'ai d'autre part traité une partie de l'autolysat filtré et desséché, par l'éther anhydre et par le chloroforme. Ces dissolvants même employés à chaud, n'ont entraîné que des traces infimes de substances. Ces substances ne donnent pas les réactions des corps gras et les extraits éthérés ou chloroformiques ajoutés au milieu artificiel témoin n'ont aucunement amélioré la valeur nutritive de ce milieu.

2° Il paraît très invraisemblable qu'il s'agisse de sucres. Ceux qui proviennent de l'hydrolyse du glycogène ou qui pouvaient se

trouver dans les cellules de Levures sont détruits rapidement lors de la fermentation qui s'établit au début de l'autolyse. Sans doute, la désintégration de certaines molécules albuminoïdes ou des nucléoprotéïdes peut mettre en liberté de petites quantités de sucre. Il y a cependant des chances pour que cette partie hydrocarbonée de la molécule soit elle-même détruite. D'ailleurs l'addition d'hexoses et même de pentoses ne m'a jamais donné aucun résultat satisfaisant.

3° Une troisième hypothèse concerne les substances minérales de l'autolysat. Il semble peu probable que ce soit à ce groupe qu'appartienne l'élément indispensable, puisque l'emploi des sels minéraux de la Levure entière n'a procuré aucun bénéfice. J'ai d'ailleurs calciné une portion de l'autolysat filtré et ajouté les cendres convenablement recueillies au milieu artificiel témoin, sans que le résultat se soit trouvé en rien amélioré du fait de cette addition.

4° *Il est donc très vraisemblable que le produit indispensable est un constituant des molécules protéïques, soit un acide amidé, soit une base purique, soit une base hexonique, soit une autre substance (choline, ptomaines, leucomaines, etc.).*

Extrait alcoolique d'autolysat filtré. — Une simplification importante de l'autolysat filtré a été obtenue en traitant celui-ci par deux volumes d'alcool à 95°. Il se forme dans ces conditions un abondant précipité que l'on sépare par filtration. Le précipité est lavé à plusieurs reprises à l'alcool bouillant qui entraîne des produits se précipitant par refroidissement.

Cet extrait alcoolique a été ajouté, après évaporation de l'alcool, au milieu synthétique témoin et a donné des résultats excellents, supérieurs à ceux fournis par l'addition de l'autolysat lui-même (fig. 10).

Le développement des larves s'effectue, en effet, avec rapidité. Toutes les larves ou presque se transforment en pupes (180, 150, 200, 120, 180, 200, 150, 150, 200 pupes environ) en neuf à dix jour au plus. Les mouches naissent dès le quatorzième ou quinzième jour et on en recueille dans tous les tubes au moins une centaine. On ne note pas de cadavres de larves. Ces mouches transportées sur de nouveaux tubes, renfermant le même milieu, y ont donné une deuxième génération abondante. J'ai, depuis,

maintenu sur ce milieu des Mouches en reproduction très intense pendant plus de vingt-cinq générations.

C'est le meilleur milieu nutritif que j'aie jusqu'alors obtenu. Il est nettement supérieur tant au point de vue de la régularité que de la rapidité du développement à l'autolysat filtré, dont certaines parties nuisibles avaient été vraisemblablement précipitées par l'alcool et séparées.

Cette expérience permet donc d'affirmer que la substance indispensable, soluble dans l'eau, est également soluble dans l'alcool à 70°.

Extraits alcooliques divers. — J'ai alors cherché à obtenir, par des extractions de l'autolysat sec, au moyen d'alcools de concentrations diverses, un fractionnement de cet autolysat pour rechercher dans quelles portions exactement passait la partie utile.

Ces expériences ont été faites en opérant sur un autolysat brut, non filtré — ce qui évidemment rendait le résultat un peu plus complexe — mais elles devaient seulement servir de première indication.

1° *Extraction par l'alcool à 100° froid*

L'autolysat parfaitement desséché dans le vide sulfurique est broyé en présence d'alcool absolu froid, en répétant quatre fois l'opération. L'alcool est décanté, filtré, évaporé, et le résidu, très peu abondant, repris par l'eau; ce résidu est ajouté au milieu artificiel témoin.

Sur un semblable milieu (γ 7), les larves ne se développent pas plus facilement que sur le milieu artificiel seul. Un certain nombre meurent vers le onzième jour. Quelques unes atteignent la taille $3/4$ à $1/1$; exceptionnellement une ou deux se transforment en pupes qui se dessèchent sans évoluer.

Essai du résidu. — La partie de l'autolysat sec insoluble dans l'alcool à 100° froid, c'est-à-dire la presque totalité de cet autolysat, est ajoutée au milieu nutritif témoin (γ 8). On obtient alors un résultat excellent: pupes en cinq à six jours, nombreuses, aboutissant toutes à des Mouches qui éclosent du neuvième au onzième jour.

Conclusion. — La substance indispensable est insoluble dans l'alcool absolu froid.

2° *Extraction par l'alcool à 100° bouillant*

Une portion de l'autolysat insoluble dans l'alcool absolu froid est traitée à trois reprises par l'alcool absolu bouillant. Le liquide est filtré à chaud. Il est de couleur très légèrement jaunâtre. Par refroidissement il se forme un précipité blanc. On évapore l'alcool et reprend par l'eau le résidu qui est entièrement soluble. Ce résidu est ajouté au milieu artificiel témoin.

Dans ces conditions, on constate une légère amélioration consécutive à cette addition. On obtient des pupes en petit nombre, mais pas dans tous les tubes et les pupes donnent naissance à quelques Mouches après plus de vingt jours.

Pensant que ce résultat médiocre était dû à une extraction incomplète, j'ai refait une extraction poussée beaucoup plus loin, en traitant à quinze reprises, et chaque fois pendant un temps assez long, l'autolysat par l'alcool bouillant. Le produit obtenu, entièrement soluble dans l'eau, fut ajouté au milieu artificiel témoin (7 18).

Sur ce milieu, l'amélioration est beaucoup plus manifeste. Dans tous les tubes, des pupes sont formées au bout de neuf à dix jours et des Mouches éclosent du dix-septième au dix-huitième jour.

Essai du résidu. — Le reste de l'autolysat, dissous dans l'eau et ajouté au milieu artificiel témoin, donne un aussi bon résultat que l'autolysat non traité par l'alcool à 100°. L'extraction avait donc été très incomplète, en ce qui concerne le principe utile et l'autolysat en renfermait encore de grandes quantités.

Conclusion. — La substance utile, insoluble dans l'alcool absolu froid est difficilement soluble dans l'alcool à 100° bouillant.

3° *Extraction par l'alcool à 90° bouillant*

De l'autolysat sec, épuisé seulement par l'alcool absolu froid, est traité par l'alcool à 90° bouillant. On obtient une liqueur beaucoup plus foncée que les extraits précédents, ne précipitant pas par refroidissement. Après évaporation de l'alcool, cet extrait est ajouté au milieu artificiel témoin (7 15).

Sur ce milieu, le développement se fait dans d'assez bonnes conditions. Dans tous les tubes on observe des pupes assez

nombreuses, à partir du neuvième ou dixième jour et des Mouches éclosent vers le quinzième ou dix-septième jour. Un assez grand nombre de pupes meurent sans évoluer.

Essai du résidu. — La partie de l'autolysat, non dissoute par l'alcool à 90° bouillant, est ajoutée au milieu artificiel et donne un résultat aussi bon qu'avant l'extraction.

Conclusion. — La substance utile, insoluble dans l'alcool à 100° froid, très peu soluble dans l'alcool à 100° bouillant, est peu soluble dans l'alcool à 90° bouillant.

4° Extraction par l'alcool à 80° bouillant

Le résidu restant après l'extraction précédente et trouvé très efficace est, à son tour, épuisé par l'alcool à 80° bouillant. L'extrait de couleur brun foncé est, après évaporation de l'alcool, ajouté au milieu artificiel témoin (γ 16).

Cette addition provoque une amélioration encore plus nette que l'extrait précédent. On obtient en effet des pupes assez nombreuses en 8 à 10 jours et des Mouches en 15 à 17 jours.

Essai du résidu. — Enfin le résidu est dissous dans l'eau et ajouté au milieu artificiel témoin (γ 17). Dans ces conditions le développement se fait encore régulièrement et rapidement : des pupes nombreuses apparaissent du neuvième au dixième jour et les Mouches commencent à éclore dès le quinzième jour.

CONCLUSION. — *La substance indispensable est de plus en plus soluble, à mesure que les extraits sont effectués avec des alcools moins concentrés, mais est évidemment plus soluble dans l'eau que dans l'alcool. Cependant les extraits faits avec de l'alcool à 60°-70° paraissent, ainsi que nous l'avons vu, en contenir la plus grande partie.*

Ces caractères de solubilité ne permettent pas, on le conçoit, d'isoler la substance puisqu'elle est plus ou moins soluble aussi bien dans l'eau que dans les divers alcools et qu'elle passe nécessairement avec d'autres produits dont il est très difficile de la séparer.

Ces expériences fournissent cependant une indication sérieuse. L'une au moins des substances indispensables est insoluble dans l'alcool à 100° froid. Or, nous avons vu que quand on fait un extrait par l'alcool absolu bouillant qui renferme, quoiqu'en très

petite quantité, les substances indispensables, la liqueur transparente à chaud se trouble par refroidissement, tandis qu'une substance blanchâtre se dépose sur les parois et le fond du récipient. Le rapprochement de ces deux faits conduit à supposer que cette substance doit être au moins l'une de celles qui sont recherchées.

Dans le but de m'en assurer, j'ai préparé, par extraction par l'alcool à 100° bouillant, dans l'extracteur, de grandes quantités d'un semblable extrait et j'ai pu recueillir près de 3 grammes de substance insoluble à froid. Séparée par filtration, elle présente une consistance un peu gélatineuse. Lavée à plusieurs reprises, sur le filtre, à l'alcool à 100° froid, puis desséchée, elle forme une poudre blanche qui se dissout très facilement dans l'eau en donnant une liqueur jaune pâle.

Une petite quantité de ce produit fut alors ajoutée au milieu artificiel témoin (γ 25). Voici quels furent les résultats de cet essai.

Sur un semblable milieu, les larves se développèrent assez rapidement, elles atteignirent les tailles $1/2$, $3/4$ et $1/1$ vers le septième jour. Le dixième jour on nota des pupes assez nombreuses (30, 2, 40, 10). La première Mouche naquit le quatorzième jour. Les autres entre le quatorzième et le dix-septième jour. A ce moment on en compta 5, 35, 12, 10.

La comparaison avec les résultats obtenus, en utilisant le milieu artificiel seul, montre nettement que l'addition de cette substance entraîne une amélioration au moins aussi grande que l'extrait alcoolique à 100° bouillant total. Elle est toutefois inférieure, comme rendement à l'addition de l'autolysat lui-même, ce qui peut être dû, soit à ce que la substance a été employée en quantité insuffisante, soit à ce que son efficacité est surtout complète quand elle se trouve associée à d'autres substances.

D'autres recherches faites pour déterminer la nature chimique de cette substance et en étudier l'action à diverses concentrations ont été malheureusement interrompues, en juillet 1914, au moment où je pouvais penser être sur le point de résoudre définitivement le problème dont je poursuivais depuis plus de trois ans la solution.

Je ne parlerai pas d'expériences faites en traitant l'autolysat de Levure par l'acide phosphotungstique et en étudiant séparé-

ment les eaux-mères recueillies après précipitation et la liqueur obtenue par dissolution du précipité. Toutes ces recherches ont été interrompues.

Essai d'autolysats de foie. — Parallèlement aux tentatives que je faisais pour fragmenter l'autolysat de Levure en ses constituants, j'ai fait, à titre d'indication, des essais avec des autolysats de différentes substances. Ceux de foie m'ont donné les résultats les plus intéressants.

Du foie de bœuf broyé et délayé dans l'eau est maintenu à 55°, pendant 10 à 15 jours, sous couche de toluène. On chauffe ensuite à 100° ; il se forme un coagulum qui est séparé par filtration. Ce coagulum est digéré par le trypsine en milieu alcalin à 36°. Quand il ne se produit plus aucune coagulation du liquide en digestion par chauffage à 100°, on mélange les deux extraits, l'extrait primitif non coagulable à 100° et le coagulum digéré. Cet autolysat fut après filtration ajouté au milieu artificiel témoin (γ 12). L'essai eut lieu à une température de 22°.

Dans ces conditions, des pupes nombreuses apparurent dans tous les tubes dès le neuvième jour et ces pupes donnèrent naissance à des Mouches dès le quinzième ou dix-septième jour.

Le rendement fut au moins aussi bon que sur autolysat de levure.

Essais de bouillons de Levure et de foie. — Etant donnée la complexité des autolysats, j'ai recherché si les substances indispensables ne pourraient pas être extraites de la Levure ou du foie, sous une forme plus simple et par un procédé plus rapide. C'est dans ce but que j'ai fabriqué des bouillons.

Bouillon de Levure : Premier essai. — Déjà en janvier 1912, j'avais essayé un bouillon obtenu en chauffant 300 grammes de Levure délayée dans un litre d'eau, à l'autoclave, à 120°, pendant 20 minutes. Après filtration sur papier, puis sur bougie, j'avais recueilli un suc (μ 4), de réaction acide, ne réduisant pas la liqueur de Fehling, contenant de petites quantités d'acidalbumines et d'albumoses. La Levure utilisée avait dû subir une très légère autolyse avant de m'être livrée (levure en pain du commerce).

Utilisé seul, ce milieu ne donna que des résultats très médio-

crées : les larves se développèrent lentement ; elles atteignirent la taille $1/3$ à $1/2$ au plus. De nombreuses larves étaient mortes le vingt-cinquième jour. Toutes étaient mortes le trente-cinquième jour, sans avoir accumulé de réserves dans leur corps adipeux.

L'addition de glucose ne détermina aucune amélioration ; par contre celle de lécithine — bien qu'employée alors à doses beaucoup trop faibles, 0,15 p. 100 — donna des résultats encourageants. Les larves se développèrent lentement, mais au bout d'un mois quelques pupes commencèrent à se former (du trentième au trente-sixième jour). Ces pupes furent peu nombreuses, il s'en forma jusqu'au soixantième jour. Quelques Mouches prirent naissance : 3 dans un tube, les trente-septième, quarante-et-unième et quarante-huitième jour ; 2 dans un autre tube les quarante-troisième et quarante-cinquième jour. Il était évident que ces résultats auraient été très améliorés par l'emploi d'une dose suffisante de lécithine, c'est ce que montrèrent les résultats d'un deuxième essai.

Deuxième essai. — Un bouillon de Levure fut fabriqué en faisant bouillir pendant une heure 100 grammes de Levure pressée, fraîche, dans 400 grammes d'eau distillée. Le bouillon obtenu fut, après filtration, ramené par concentration à 150 centimètres cubes. Il donna une réaction du biuret légère, ne réduisit pas la liqueur de Fehling. On l'additionna de lécithine 0,50 p. 100 et peptone 2 p. 100.

Les résultats fournis par l'emploi de ce milieu furent aussi bons que ceux obtenus avec l'extrait alcoolique d'autolysat. Les larves atteignirent la taille $1/1$ en 6 à 8 jours ; les pupes apparurent dès les neuvième et dixième jours. On en compta 60, 30, 8. Les premières Mouches naquirent du quatorzième au dix-huitième jour.

Le bouillon de Levure, ajouté au milieu artificiel, est donc très efficace et contient les principes indispensables au développement des Drosophiles.

Essai du bouillon de foie. — Le fait que l'autolysat de foie donne des résultats superposables à ceux fournis par l'autolysat de Levure me conduisit à rechercher si le bouillon de foie jouissait de la même propriété que le bouillon de Levure. Or, sur un milieu artificiel additionné de bouillon de foie (milieu β 75)

j'ai obtenu régulièrement des pupes en 13 jours et des Mouches en 18 jours. Le bouillon de foie est donc comparable — quoiqu'un peu moins favorable — au bouillon de Levure.

Autres bouillons. — Par contre, d'autres bouillons utilisés à titre d'indications, bouillons de viande, de chair de Poisson, de laitance n'ont pas donné des résultats favorables. J'ai de même ajouté sans succès de la bière concentrée.

Essais d'autres substances. — En présence des difficultés que comportait la recherche dans les bouillons ou autolysats des substances indispensables au développement des Mouches, j'ai effectué de très nombreux essais, avec de multiples produits, espérant en retirer quelques indications utiles relativement à la nature de la ou des substances indispensables. Comme tous ces essais sont restés stériles, je ne m'attarderai pas à décrire chacune des expériences faites avec les divers produits, je les résumerai seulement brièvement.

1° *Acides amidés.* — Pensant que le milieu artificiel peptone-lécithine pouvait pêcher par défaut de certains acides amidés indispensables, j'ai essayé l'addition au milieu artificiel témoin, soit d'acides amidés à l'état pur, soit de produits de la digestion de substances albuminoïdes remarquables par leur haute teneur en tel ou tel constituant. C'est ainsi que j'ai utilisé le glyocolle ou la peptone de gélatine, la leucine, la tyrosine, le tryptophane ou la peptone de caséine sans aucun résultat. Il resterait encore à essayer un grand nombre de constituants tels que l'arginine, la lysine, l'histidine, la cystine, la proline, etc...

Un hydrolysat de viande de bœuf, ne donnant presque plus la réaction du biuret et contenant divers acides amidés, n'a pas été plus efficace.

2° *Nucléoprotéides et leurs dérivés.* — J'ai déjà relaté les résultats négatifs que m'avait donné l'emploi de nucléine de la Levure. J'ai utilisé ensuite soit l'acide nucléinique, soit l'acide thyminique, soit le nucléinate de soude, sans plus de succès. Des expériences faites en ajoutant à un milieu artificiel des bases puriques (xanthine, hypoxanthine, guanine) en quantités variables ne m'ont donné de même aucun résultat appréciable.

3° *Substances extractives.* — Le bouillon de viande ayant paru entraîner une amélioration très nette des milieux précé-

demment employés, j'ai utilisé à nouveau du bouillon concentré ou un extrait alcoolique du résidu sec de ce bouillon sans en obtenir aucune amélioration notable. Même insuccès en utilisant, à doses variées, des substances extractives pures : sarcosine, créatine et créatinine.

Il en a été de même de l'addition d'allantoïne, de choline, d'urée ou de divers acides organiques (acides lactique, tartrique, citrique) ou de leurs sels.

Utilisation des hydrates de carbone et des graisses avec ou sans autolysat. — Il est très remarquable qu'aucun des hydrates de carbone utilisés, pas plus que les divers mélanges gras, essayés dans mes premières séries d'expériences, ne se soient montrés capables d'être utilisés par les larves pour la constitution de leurs réserves, ni même comme aliment énergétique, puisque l'activité des larves et la durée de leur vie n'étaient alors accrues le plus souvent que dans des proportions infimes par rapport à ce qu'elles étaient sur des milieux artificiels dépourvus de ces substances ternaires.

L'exemple de la lécithine qui est parfaitement utilisée en présence d'autolysat, tandis qu'elle ne produit, en l'absence de cet extrait, qu'une amélioration incomparablement plus faible m'a conduit à recommencer les expériences relatives à l'utilisation des graisses et des hydrates de carbone, en présence d'un aliment protéique constitué non plus par la peptone seule, mais par la peptone additionnée d'autolysat filtré de levure.

Première série: Essai des hydrates de carbone. — Les milieux suivants furent essayés :

sans autolysat			Avec autolysat 60 p. 100		
β 10	Peptone.	2 p. 100	β 11	Peptone.	2 p. 100
β 2	Peptone.	2 p. 100	β 3	Peptone.	2 p. 100
	Amidon.	1 p. 100		Amidon.	1 p. 100
β 4	Peptone.	2 p. 100	β 5	Peptone.	2 p. 100
	Glycogène.	1 p. 100		Glycogène.	1 p. 100
β 5	Peptone.	2 p. 100	β 7	Peptone.	2 p. 100
	Glucose.	1 p. 100		Glucose.	1 p. 100
β 8	Peptone.	2 p. 100	β 9	Peptone.	2 p. 100
	Lévilose.	1 p. 100		Lévilose.	1 p. 100

Tous ces milieux renfermaient la même quantité d'une même solution minérale mère.

1° *Milieux sans hydrates de carbone.* — Sur milieu contenant seulement 2 o o de peptone, les larves atteignent péniblement la taille $1/3$ à $1/2$ vers le neuvième ou dixième jour, meurent à partir du neuvième jour et sont toutes mortes le quinzième jour environ. Ces larves restent petites, absolument transparentes (fig. 1, pl. I), avec un tissu adipeux complètement dépourvu de réserves (fig. 1, pl. II).

Sur le même milieu additionné d'autolysat filtré, les résultats sont, ainsi que nous l'avons déjà maintes fois constaté, nettement supérieurs en ce qui concerne la croissance des larves (fig. 2, pl. I). On note en effet des larves $3/4$ à $1/1$ vers le neuvième au dixième jour. La plupart de ces larves meurent. Quelques-unes cependant se transforment en pupes à partir du onzième jour jusqu'au dix-septième. Aucune de ces pupes ne réussit à achever sa métamorphose. Sur ce milieu, les larves présentent un tissu adipeux renfermant des globules réfringents (fig. 5, pl. II), se colorant en rouge par le Sudan III. Il y a donc incontestablement production de graisse aux dépens de l'aliment protéique et mise en réserve d'une petite quantité de cette graisse, mais ce processus demeure insuffisant et très variable comme intensité d'un individu à l'autre.

2° *Utilisation de l'amidon.* — Tandis que sur le milieu renfermant de la peptone et de l'amidon la croissance larvaire reste très précaire, atteignant à peine $1/3$ ou exceptionnellement $1/2$, sur le même milieu additionné d'autolysat, les larves se développent beaucoup mieux ; la plupart d'entre elles atteignent en effet la taille $3/4$ à $1/1$, mais aucune ne réussit à puper. Ces larves, dont certaines meurent dès le douzième ou quatorzième jour, et dont aucune ne dépasse le vingt-deuxième jour, restent transparentes. Leur tissu adipeux renferme cependant quelques granulations réfringentes, colorables par le Sudan III.

3° *Utilisation du glycogène.* — Sur milieux renfermant peptone et glycogène, les larves restent minces et transparentes (fig. 3, pl. I). Elles atteignent au plus 2 millimètres à 2 mm. 5, très exceptionnellement 3 millimètres vers le douzième ou quatorzième jour. Beaucoup meurent d'ailleurs dès le dixième jour. Aucune ne reste vivante au delà du seizième jour et aucune ne se transforme en pupe. Le tissu adipeux paraît très réduit et absolument dépourvu de réserves (fig. 9, pl. II).

Sur le même milieu additionné d'autolysat, la croissance larvaire se fait beaucoup mieux, les larves atteignant la taille $1/1$ (6,5 à 7 mm.) vers le huitième ou dixième jour. Ces larves contiennent quelques réserves dans leur tissu adipeux (fig. 4, pl. I); une seule réussit à se transformer en pupa, mais meurt en cet état.

4° *Utilisation du glucose.* — Les résultats sont comparables aux essais précédents. Sur milieu peptone-glucose, les larves atteignent une taille de $1/4$ - $1/3$, exceptionnellement $1/2$, meurent à partir du huitième jour et ne dépassent pas le quinzième jour (fig. 5, pl. I). Leur tissu adipeux est vide de réserves (fig. 7, pl. II).

L'addition d'autolysat améliore nettement ce milieu. Les larves atteignent la taille $3/4$ à $1/1$ vers le douzième jour (fig. 6, pl. I); 42 pupes se forment le dix-septième jour dans un tube, une le vingt-et-unième jour dans un autre tube. Ces pupes meurent d'ailleurs sans évoluer. Les larves, qui vivent au plus 24 jours, renferment quelques réserves dans leur tissu adipeux.

5° *Utilisation du lévulose.* — Je pourrais répéter presque mot pour mot, en ce qui concerne le lévulose, ce que je viens de dire à propos du glucose. Tandis que sur milieu lévulosé simple, les larves ne dépassent pas la taille $1/3$ à $1/2$, sont absolument transparentes (fig. 7, pl. I) et sans réserves (fig. 8, pl. II), sur le même milieu additionné d'autolysat, elles atteignent, en huit à dix jours, la taille adulte (fig. 8, pl. I) et quelques-unes se transforment en pupes, qui d'ailleurs meurent à ce stade. Les larves ont un tissu adipeux renfermant quelques inclusions réfringentes (fig. 4, pl. II).

Conclusion. — Ces expériences confirment ce que nous avons déjà observé relativement à la non utilisation des hydrates de carbone par les larves pour l'élaboration de leurs réserves. Quel que soit l'hydrate de carbone employé, la croissance reste à peu de chose près aussi précaire que sur le milieu formé de peptone seule et, dans aucun cas, il n'y a élaboration de réserves adipeuses.

Par contre, les milieux renfermant à la fois hydrates de carbone et autolysat permettent une croissance plus rapide, la formation de quelques pupes et la mise en réserve de petites quantités de graisse, mais ces phénomènes ne sont pas plus marqués que dans les milieux renfermant seulement la peptone et l'auto-

lysats. C'est donc à la présence de cet autolysat qu'ils doivent être attribués et non à une utilisation des hydrates de carbone.

Deuxième série : Essai des mélanges gras. — J'ai de même repris mes premiers essais de milieux renfermant divers mélanges gras, en utilisant comparativement la peptone seule (20 o/o) et la peptone additionnée d'autolysat (60 o/o).

Les milieux suivants ont été utilisés ⁽¹⁾ :

- β 12 (13). Trioléine.
- β 17 (15). Trioléine, acide oléique, glycérine.
- β 14 (17). Trioléine, acide oléique, oléate de soude, glycérine.
- β 20 (21). Acide oléique, oléate de soude, glycérine.
- β 22 (23). Acide oléique, glycérine.
- β 18 (19). Trioléine, tripalmitine, tristéarine.
- β 24 (25). Trioléine, ac. oléique, oléate de soude, acide stéarique, stéarate de soude, glycérine.
- β 26 (27). Lécithine.

Les résultats ont été les suivants :

1° Sur les cinq premiers milieux (composés oléiques) sans autolysats, les larves restent petites, atteignant les tailles 1/4, 1/3 ou au plus 1/2. Les milieux renfermant l'acide oléique paraissent un peu plus favorables que ceux contenant la trioléine seule. Partout les larves ne vivent guère au delà du quinzième jour et aucune ne se transforme en pupes. Ces larves sont transparentes, leur tissu adipeux reste peu développé bien que renfermant quelques inclusions graisseuses.

2° Sur les mêmes milieux additionnés d'autolysat, le développement se fait beaucoup mieux, mais sans qu'on puisse le considérer comme nettement supérieur aux résultats fournis par le milieu peptone-autolysat, sans corps gras. Les larves atteignent pour la plupart la taille 1/1, du huitième au douzième jour (fig. 9, pl. I et fig. 10, pl. I). Quelques pupes se forment du huitième au quinzième jour, mais aucune d'elle n'aboutit à la Mouche. Le tissu adipeux est beaucoup plus développé (fig. 2, 3, 14, pl. II) et renferme d'assez nombreuses inclusions de graisses.

3° Les mêmes remarques s'appliquent au cas des milieux renfermant les trois graisses neutres, trioléine, tripalmitine, tristéarine (fig. 13, pl. II).

4° Sur le milieu renfermant le mélange gras le plus complexe

⁽¹⁾ Les numéros entre parenthèses correspondent aux milieux avec autolysat.

(β 25), l'addition d'autolysat aboutit à une amélioration plus grande de la valeur nutritive du milieu que dans le cas des graisses précédentes. Dans tous les tubes, en effet, des pupes se forment à partir du neuvième ou dixième jour et quelques pupes donnent naissance, du quinzième au dix-huitième jour, à des Mouches qui meurent rapidement.

5° Enfin les essais avec addition de lécithine donnent les résultats que l'on connaît. Le mélange autolysat lécithine aboutit notamment à la formation régulière, dans chaque tube, de très nombreuses pupes, en 7 à 10 jours, et à l'éclosion de nombreuses Mouches du douzième au seizième jour (fig. 12, pl. II).

Conclusion. — Tous ces résultats montrent nettement que si l'on excepte la lécithine et — quoique beaucoup moins efficace le complexe gras oléo-stéarique — les autres substances grasses essayées ne sont guère mieux utilisées en présence d'autolysat de Levure qu'en l'absence de ce produit, ainsi que le fait a déjà été constaté pour les hydrates de carbone.

Il y a cependant entre l'utilisation de ces dernières substances et celles des différentes graisses une différence incontestable. En effet, tandis qu'en l'absence d'autolysat, les larves qui ont à leur disposition des hydrates de carbone ne présentent, dans leurs cellules adipeuses, aucune réserve grasse, dans les mêmes conditions, les larves élevées sur milieux renfermant des graisses absorbent une partie de ces substances et emmagasinent dans leurs cellules adipeuses quelques réserves grasses. En somme, lorsque les milieux artificiels renferment de l'autolysat de Levure, les graisses fabriquées aux dépens des protéiques sont les seules emmagasinées si le milieu est dépourvu de corps ternaire ou renferme seulement des hydrates de carbone ; lorsqu'il contient des graisses, la partie absorbée de ces graisses alimentaires s'ajoute aux graisses fabriquées par l'organisme et le développement s'effectue d'autant mieux.

Il n'en demeure pas moins qu'en fournissant aux larves un aliment protéique suffisant (peptone-autolysat), celles-ci ne peuvent élaborer des réserves adipeuses suffisantes que si on met à leur disposition des substances grasses d'une certaine constitution chimique, ainsi que le montre l'action incomparablement supérieure des composés stéariques et surtout de la lécithine. Les conclusions que je formulais à la fin de ma première série

de recherches (p. 201) se trouvent donc fortifiées par ces nouveaux essais effectués sur des milieux additionnés d'autolysat.

La structure du tissu adipeux et l'élaboration des réserves sur les divers milieux artificiels. — Les changements très profonds que détermine dans la nutrition des larves la constitution des divers milieux artificiels ne sont pas sans retentir d'une façon plus ou moins marquée sur l'aspect de leurs éléments histologiques. Il y aurait à ce point de vue de très intéressantes observations à rapporter. Les processus de la métamorphose, dans les quelques cas où celle-ci est réalisée, présentent notamment de nombreuses particularités. Je me contenterai ici de rapporter quelques constatations relatives à la structure histologique du corps adipeux.

Dans les conditions normales, représentées par l'élevage aseptique sur Levure, le tissu adipeux est constitué, au moment de l'éclosion des larves, par des files de petites cellules losangiques, à protoplasma finement granuleux, qui ne tardent pas à augmenter de volume d'une façon considérable. Pas plus que les auteurs qui ont étudié cette question, je n'ai constaté de multiplication des cellules adipeuses; le développement considérable que finit par présenter le tissu adipeux est dû uniquement à l'accroissement de chacune des cellules initiales qui le constituent. En même temps qu'elles augmentent de volume, ces cellules adipeuses se chargent progressivement d'inclusions qui contribuent à donner aux larves, d'abord transparentes, une opacité de plus en plus marquée. Ces inclusions sont constituées par des gouttelettes réfringentes, se colorant en rouge par le Sudan III et en noir par l'acide osmique. Au fur et à mesure que la larve avance en âge, ces gouttelettes deviennent plus grosses et plus nombreuses. Leur aspect réfringent, leur comportement vis-à-vis du Sudan III et de l'acide osmique, leur solubilité dans l'éther ou le xylol indiquent nettement qu'elles sont constituées au moins en majeure partie par des substances grasses. L'action des fixateurs à base d'acide osmique étant très lente, il faut user de certains artifices pour obtenir des préparations bien nettes. La pratique que j'ai utilisée consiste à saisir les larves entre deux pinces par leurs extrémités antérieures et postérieures et à

les déchirer au sein du liquide fixateur ⁽¹⁾. Les files de cellules adipeuses se trouvent ainsi flotter dans le liquide et la fixation se fait très régulièrement. Dans ces conditions, ainsi que Ch. PÉREZ (48) l'a constaté pour les cellules de *Calliphora erythrocephala*, les inclusions graisseuses se colorent uniformément en noir foncé.

Lorsque la larve approche de sa taille adulte, on voit apparaître dans les trabécules protoplasmiques séparant les gouttelettes graisseuses des inclusions d'une autre nature, colorables fortement par l'éosine ou l'orange (fig. 11 et 12, pl. II). Pendant les premiers stades de la métamorphose on voit les réserves graisseuses disparaître progressivement et être remplacées par ces inclusions acidophiles de plus en plus grosses et nombreuses (fig. 6, pl. IV). Ch. PÉREZ pense que ces dernières inclusions, telles qu'il les a observées chez les larves de *Calliphora*, sont de nature albuminoïde.

Les cellules ainsi chargées de substances de réserve présentent des dimensions énormes, qui peuvent être plus de 150 fois supérieures à leurs dimensions initiales.

Lorsque les larves sont élevées sur des milieux artificiels très défavorables, tels que ceux constitués par la peptone seule ou la peptone additionnée de divers hydrates de carbone, les cellules adipeuses, bien que la larve s'accroisse quelque peu, restent au stade embryonnaire. Elles s'allongent légèrement, mais leur surface demeure sensiblement la même. Ces cellules, absolument dépourvues de réserves, forment de minces files, flottant dans la cavité générale des larves qui sont alors parfaitement transparentes (fig. 1, 7, 8, 9, pl. II).

Lorsqu'au contraire on ajoute à de semblables milieux de l'autolysat filtré de Levure qui, nous le savons, ne contient pas de graisse, on voit les cellules adipeuses s'accroître et se charger d'inclusions graisseuses. En l'absence de graisses alimentaires et surtout de lécithine, ce processus reste assez précaire, mais le dépôt de graisse est incontestable et les figures que l'on observe (fig. 5, pl. II) sont la preuve indiscutable de l'élaboration synthétique des graisses par les larves de *Drosophiles*. Les inclusions graisseuses présentent parfois, dans ce cas, des

(1) J'ai utilisé le mélange fixateur de Borrel.

aspects un peu spéciaux : à côté de gouttelettes parfaitement colorées en noir on observe, dans la même cellule, des vacuoles de teinte plus claire avec, à leur intérieur, une ou deux gouttelettes plus foncées. Comme une mauvaise fixation ne saurait être incriminée, il faut admettre que ces aspects correspondent à des temps différents du dépôt des réserves grasses dans les vacuoles cellulaires. Des observations identiques peuvent être faites dans le cas de milieux renfermant, outre l'autolysat, des hydrates de carbone, tels que le lévulose (fig. 4, pl. II).

Sur les milieux renfermant à la fois autolysat de Levure et lécithine, le développement des cellules adipeuses ne diffère pas sensiblement de ce que l'on observe sur les larves nourries de Levure. Je signalerai cependant l'apparition précoce de grosses inclusions se colorant fortement par l'hématoxyline ferrique (fig. 12, pl. II).

L'examen des cellules adipeuses des larves nourries avec des milieux artificiels renfermant, outre l'autolysat de levure, des graisses variées, permet de constater certains aspects dont l'étude approfondie pourrait jeter un jour intéressant sur la composition chimique des inclusions adipeuses.

Sur tous les milieux renfermant de la trioléine, de l'acide oléique, de l'oléate de soude, de la glycérine, mélangés différemment au point de vue qualitatif et quantitatif, on constate que si quelques vacuoles sont entièrement noircies par l'acide osmique, la plupart présentent un aspect différent. Ces vacuoles sont d'une teinte sépia claire avec, à leur intérieur, des granulations noires plus ou moins abondantes, disposées, soit d'une façon quelconque, soit en couronne à la périphérie de la vacuole (fig. 2, 13, 14 pl. II). Il semble que l'inclusion adipeuse soit d'abord constituée par une substance brunissant par l'acide osmique dans laquelle se déposeraient secondairement des gouttelettes noircissant entièrement par l'action du même réactif. L'accumulation et la fusion de ces granulations aboutit à la formation d'inclusions noircissant entièrement, ainsi que le montre l'examen des cellules de larves plus âgées et se développant particulièrement bien. Dans d'autres cas, on observe des cellules adipeuses bourrées de grosses inclusions noires qui se fusionnent en formant de véritables nappes adipeuses (fig. 3, pl. II). Cet aspect est caractéristique de la mise en réserve de substances grasses à point de fusion

peu élevée, car il s'observe notamment avec tous les milieux renfermant de la trioléine, sans autolysat.

Dans certains cas, la coloration des pièces, fixées au Borrel, par le rouge de magenta et le picro-indigo-carmin permet de préciser davantage le mécanisme d'élaboration de ces réserves. On trouve en effet dans les cellules (fig. 14 et 15, pl. II) un mélange d'inclusions correspondant évidemment à des stades divers de la mise en dépôt des substances de réserve. A côté de gouttelettes entièrement noires, on voit des inclusions arrondies colorées en vert par le picro-indigo-carmin, d'autres sont vertes dans l'ensemble, mais présentent des granulations ou des croissants qui sont restés colorés en rouge par la fuchsine. Parallèlement à ces aspects, on observe des vacuoles de teinte brunâtre dans lesquelles on remarque des granulations ou croissants fortement colorés en noir par l'acide osmique. Si l'on essaye d'interpréter ces résultats, il semble bien que le dépôt des réserves commence par celui d'une substance, peut-être albuminoïde, colorable en vert par l'indigo au sein de laquelle se déposent des granulations d'une autre substance basophile. La masse fondamentale serait ensuite imprégnée d'une substance grasseuse que l'acide osmique brunit seulement (lipoïdes?), et sur les granulations basophiles se déposeraient ensuite des graisses noircissant entièrement sous l'influence du fixateur.

Bien que la succession de ces différents temps reste hypothétique, les observations qui précèdent me paraissent *établir indiscutablement que les réserves du corps gras larvaire ne sont pas constituées seulement par des graisses, mais représentent des produits complexes, albumino-lipoïdiques ou albumino-grasseux par exemple.*

Ces phénomènes successifs ne sont observables que dans les conditions de nutrition très spéciales, réalisées par les milieux artificiels. Dans les conditions normales, la surcharge grasseuse est effectuée si rapidement et avec une telle intensité que c'est à peine si j'ai pu, étant averti, trouver parfois dans ce cas quelques figures analogues.

Conclusion. — Bien que je ne sois pas arrivé à réaliser entièrement le projet que j'avais formé d'élever des larves aseptiques sur des milieux nutritifs parfaitement définis, les expériences que

j'ai réalisées m'ont cependant permis d'approcher de très près de la solution de ce problème.

La peptone que j'ai utilisée pouvant être facilement remplacée par un mélange des acides amidés qui entrent dans sa constitution, le seul élément qui reste à connaître et à préciser, pour obtenir des milieux parfaitement définis, est représenté par la substance indispensable (ou peut-être les substances) que renferment l'autolysat ou l'extrait alcoolique ou le simple bouillon de Levure et de foie.

Les fractionnements que j'ai opérés, basés sur les degrés différents de solubilité dans l'alcool des divers éléments extraits de la levure, m'ont permis de préparer une assez grande quantité de cette substance dont l'analyse et la caractérisation sont à faire. Encore reste-t-il à savoir si le produit obtenu est pur, s'il représente la substance indispensable elle-même ou un mélange de corps parmi lesquels se trouverait celle-ci. Le problème de l'élevage en milieu défini se trouve en définitive ramené à une question de chimie pure.

En attendant que cette étude nécessaire ait été réalisée, il n'est peut-être pas sans intérêt de rapprocher les conclusions auxquelles je suis arrivé de toute une série de recherches effectuées sur les Vertébrés et qui ont fourni des résultats comparables.

Les travaux auxquels je fais allusion sont ceux qu'a suggérés la recherche de l'étiologie du béribéri. Cette maladie, qui sévit dans les régions où l'on consomme couramment du Riz comme aliment fondamental, est aujourd'hui considérée comme étant due à l'emploi exclusif du Riz décortiqué, c'est-à-dire séparé de la pellicule transparente qui enveloppe le grain. Cette pellicule contiendrait une substance indispensable à la vie, dont la privation entraînerait des troubles consistant surtout en paralysies, modifications trophiques, aboutissant plus ou moins rapidement à la mort. Les recherches d'EYKMAN ont fait entrer l'étude de cette question dans une voie féconde en montrant que l'on pouvait produire, chez des animaux tels que les Pigeons, un véritable béribéri expérimental en les nourrissant avec du Riz décortiqué. Si on fait ingérer aux animaux déjà malades de l'extrait de balle de paddi, c'est-à-dire de l'enveloppe du grain de Riz, cet extrait présente un pouvoir curatif indiscutable et

les animaux guérissent. La substance curative contenue dans la balle de paddi se trouve aussi dans la Levure dont on peut l'extraire par l'alcool et dans les tissus animaux. Elle est probablement très généralement distribuée dans les produits végétaux. W. STREEPP par exemple a montré que les Souris meurent quand on les nourrit exclusivement de pain soigneusement extrait à chaud par l'alcool, mais qu'elles vivent indéfiniment si on réadditionne le pain de son propre extrait alcoolique.

Ces constatations, qu'il est intéressant de rapprocher des résultats infructueux obtenus par tous les auteurs qui ont tenté de nourrir des organismes avec des substances très pures, paraissent établir que, d'une façon très générale, les animaux ne peuvent vivre, s'ils ne trouvent dans leur ration alimentaire quelque substance indispensable que contiendraient la plupart des aliments naturels.

Le problème de physiologie générale ainsi posé présente d'incontestables analogies avec celui devant la solution duquel je me suis trouvé arrêté. En ce qui concerne la nature des substances indispensables, d'intéressantes précisions ont été apportées par C. FUNCK. Cet auteur a pu préparer, par fractionnements successifs de l'extrait alcoolique de balle de paddi ou de Levure, une substance à laquelle il a donné le nom de *vitamine*. Cette substance présente un certain nombre de propriétés communes avec celles que j'ai été amené à extraire moi-même de la Levure, notamment en ce qui concerne ses caractères de solubilité dans l'eau et dans l'alcool. La nature chimique de la vitamine est encore mal précisée. C. FUNCK a été amené à la considérer comme une base pyrimidique nouvelle. On peut aussi la rapprocher de l'allantoïne ou diuréide glyoxylique, si bien qu'elle se trouverait apparentée chimiquement aux constituants du noyau.

Il est possible que ce soit l'absence de la vitamine de Levure qui détermine chez les larves cet état de paralysie progressive, aboutissant à la mort que j'ai si souvent indiqué et qui rappelle dans une certaine mesure les troubles présentés par les animaux supérieurs.

Si cette hypothèse venait à être vérifiée, le problème de l'alimentation artificielle des organismes animaux élevés aseptiquement se trouverait définitivement résolu. Il serait dès lors facile

d'introduire des variations connues dans un milieu nutritif dont toutes les conditions seraient précisées et de rechercher si les modifications ainsi produites seraient capables de retentir d'une façon suffisamment intense sur le patrimoine héréditaire des organismes.

TROISIÈME PARTIE

ROLE DU MILIEU DANS L'ÉTUDE DE LA FÉCONDITÉ ET DE LA FERTILITÉ DES DROSOPHILES : LES FACTEURS HÉRÉDITAIRES ET LES FACTEURS ACTUELS.

Depuis longtemps, la fécondité est considérée comme une particularité héréditaire des organismes : c'est du moins l'opinion que suggèrent la comparaison des divers degrés de fertilité, caractéristiques des différentes races, ainsi que l'observation de lignées particulièrement fécondes dans l'espèce humaine ou parmi les animaux domestiques, alors que d'autres lignées ou familles se font remarquer par leur très faible aptitude à la multiplication. Par contre il a toujours été admis, en même temps, que la fertilité dépend aussi dans une large mesure des conditions du milieu, de l'alimentation, des intoxications, des maladies, du climat, bref de tout ce qui peut retentir sur le développement et la maturation des organes génitaux, sur l'attrait sexuel, d'une façon générale, sur l'ensemble des processus de la génération.

L'étude de la fertilité doit donc porter nécessairement à la fois sur ce qu'il y a d'héréditaire et sur ce qui relève des causes actuelles dans la genèse de ce phénomène et doit tendre, dans chaque cas, à faire la part de l'hérédité et celle des actions extérieures dans la production des divers degrés que présente la fertilité. C'est un des cas les plus nets où l'étude de l'hérédité ne se comprend pas sans la connaissance et la maîtrise des conditions du milieu. Or, comme nous le verrons, les auteurs qui ont fait porter leurs recherches sur l'hérédité de la fertilité des *Drosophiles* ont précisément négligé presque systématiquement les conditions dans lesquelles ils observaient le phénomène, si bien qu'ils sont souvent arrivés à des résultats incertains, contradictoires, parfois totalement incohérents. Sans doute, ils ont pu saisir et mettre en évidence des différences de fertilité incontes-

tables entre les diverses races qu'ils étudiaient, mais, dans bien des cas, le déterminisme de ces variations est demeuré obscur, sans qu'il soit possible de les rapporter avec certitude à une propriété héréditaire ou à des actions actuelles, ni de s'assurer de la mesure dans laquelle l'une et l'autre de ces conditions ont pu participer à la réalisation des particularités envisagées.

Cette incertitude, due à la méconnaissance complète de l'influence des actions extérieures sur l'organisme, m'a précisément incité à étudier de près comment les différentes conditions du milieu retentissent sur la capacité de reproduction des *Drosophiles*. Cette recherche est encore très incomplète; néanmoins on y trouvera, je pense, des faits assez probants pour que l'on considère un semblable travail comme les prolégomènes nécessaires à l'étude de l'hérédité de la fertilité.

X

LES FACTEURS HÉRÉDITAIRES DE LA FÉCONDITÉ ET DE LA FERTILITÉ

Au seuil de cet exposé, il est indispensable de commencer par préciser le sens de certains mots que les biologistes emploient souvent les uns pour les autres et qui correspondent cependant à des phénomènes bien distincts. C'est ainsi que l'on confond assez généralement les termes de *fécondité* et de *fertilité* et que les auteurs les emploient chacun dans des acceptions très différentes. Sans doute les deux termes sont-ils à peu près synonymes et les différences que l'on peut établir entre eux sont-elles conventionnelles, encore est-il nécessaire de les préciser.

Je crois que l'on peut avec PEARL, HYDE, réserver le terme de *fécondité* à la capacité que possèdent les organismes de séparer d'eux des éléments génitaux murs. La fécondité des femelles serait ainsi mesurée par le nombre des ovules pondus et celle des mâles par la production des spermatozoïdes. La *fertilité* correspondrait au contraire à la capacité reproductrice totale d'un couple d'organismes mâle et femelle, exprimée par le nombre de

leurs descendants vivants, arrivés à l'état adulte. La fertilité ainsi définie dépend non seulement de la fécondité, mais de l'aptitude à la fécondation des éléments génitaux, du développement embryonnaire ou embryonnaire et larvaire des descendants.

En ce qui concerne les *Drosophiles*, certains auteurs, CASTLE, CARPENTER, CLARKE, etc., ont étudié la fertilité en se basant uniquement sur le nombre des descendants adultes, sans chercher à connaître le nombre des œufs pondus, ni celui des œufs fécondés, ni celui des larves écloses, par suite sans se préoccuper aucunement de la mortalité accidentelle survenue aux différents âges, que l'imprécision de leurs conditions d'élevages a dû cependant rendre considérable et extrêmement variable. Se rendant compte de ces difficultés, R. HYDE s'est au contraire préoccupé du rapport existant entre le nombre des œufs pondus et le nombre des descendants adultes. C'est précisément ce rapport qui est pour l'auteur la mesure de la fertilité; ainsi comprise, la fertilité dépend essentiellement de l'aptitude à la fécondation des gamètes ainsi que de toutes les circonstances qui accompagnent le développement embryonnaire, la vie larvaire et les métamorphoses des descendants.

Un autre terme, qui revient souvent dans les recherches sur la fécondité ou la fertilité, est celui de *stérilité*. En général, un couple est dit stérile, lorsqu'au bout d'un certain temps il n'a donné aucun descendant : encore faudrait-il préciser, dans chaque cas, si la stérilité est due à ce que la femelle ne produit aucun œuf, ou ne pond que des œufs non fécondés ou si les descendants meurent tous à un stade plus ou moins précoce de leur développement. Ces distinctions n'ont généralement pas été établies. La stérilité peut être de plus relative ou absolue. Par exemple, si une femelle accouplée successivement avec divers mâles, dont la fécondité a été prouvée par leur accouplement préalable avec d'autres femelles, ne pond pas ou ne pond que des œufs inféconds, c'est qu'elle est stérile au sens absolu du mot. Il peut arriver, par contre, que cette stérilité n'existe que si la femelle est accouplée avec certains mâles et cesse en présence d'autres conjoints. La stérilité est alors relative. La même distinction vaut pour les mâles. Un couple peut d'ailleurs être réellement stérile, au sens absolu du mot, si le mâle et la femelle restent inféconds, quels que soient les individus avec lesquels on

les accouple ultérieurement. La question de la stérilité serait donc très intéressante à disséquer, car on pourrait ainsi en établir le déterminisme, d'ailleurs extrêmement complexe et dans lequel rentre nécessairement, pour une certaine part, l'action des conditions extérieures.

A la question de la stérilité se rattache celle de l'origine constitutionnelle de la stérilité, phénomène que l'on désigne généralement sous le terme assez inattendu d'*hérédité de la stérilité*. Il est bien évident qu'un couple stérile ne saurait transmettre aucune propriété, mais sa stérilité peut provenir de la constitution héréditaire des individus de ce couple. Des parents plus ou moins féconds peuvent léguer à certains de leurs descendants un patrimoine héréditaire tel que ceux-ci soient inféconds. C'est en ce sens que l'on parle, un peu par abus de langage, de l'hérédité de la stérilité.

L'hérédité de la fécondité

Les auteurs qui se sont occupés de la capacité de reproduction des *Drosophiles* ont systématiquement laissé de côté l'étude de la fécondité pour ne s'occuper que de celle de la fertilité. Je montrerai, dans la dernière partie de ce livre, que la fécondité dépend étroitement, chez la femelle comme chez le mâle, des conditions du milieu, principalement de la température et de la nutrition. Par contre il n'est pas mauvais d'établir, en l'absence d'expériences faites sur les *Drosophiles*, que d'une façon générale la fécondité dépend aussi de la constitution du patrimoine héréditaire. Les belles expériences de PEARL et de PEARL et SURFACE sur la fécondité des Poules nous en fourniront la preuve en même temps qu'elles nous montreront de quelle manière l'étude de l'hérédité de cette propriété peut être abordée avec fruit.

La fécondité des Poules, mesurée par le nombre des œufs pondus, dépend nécessairement de plusieurs facteurs que PEARL (46) s'est attaché à préciser et parmi lesquels il fait rentrer, à juste titre, les conditions du milieu. Une des premières conditions de la fécondité paraît être une condition anatomique, c'est-à-dire le nombre des œufs présents dans l'ovaire et l'état normal des oviductes. Cependant ces conditions anatomiques

n'ont pas l'importance que l'on pourrait, semble-t-il, leur attribuer. C'est ainsi que PEARL observa une femelle parfaitement normale à tous points de vue, dont l'ovaire était normal anatomiquement, dont l'oviducte ne présentait aucune anomalie, et qui pourtant, au bout de deux ans, n'avait pas encore pondu un seul œuf. Ceci montre l'importance de divers facteurs physiologiques, conditionnés eux-mêmes, au moins en partie, par la constitution du patrimoine héréditaire et qui déterminent le degré de fécondité.

A côté de ces conditions internes, l'auteur fait la part qu'il convient aux conditions externes. Il fait remarquer que la domestication détermine une ponte plus abondante qu'à l'état sauvage, ce qui paraît lié à l'apport régulier d'une nourriture plus abondante. De même le simple fait de retirer du nid les œufs, au fur et à mesure qu'ils sont pondus, peut accroître la ponte d'une façon considérable. C'est ainsi qu'AUSTIN a montré que tandis que les Canes sauvages pondent, à l'état de nature, de 12 à 18 œufs par an, cette production peut être élevée à 80 ou 100 œufs, si l'on prend soin de les retirer à mesure et d'enfermer les animaux la nuit dans des cages. HANKE et WENZEL ont fait des constatations analogues sur d'autres Oiseaux. Se rendant compte de l'influence des conditions de nourriture ou d'élevage, PEARL fait remarquer que tous les Oiseaux expérimentés à la Station expérimentale du Maine ont été nourris, soignés, logés de façons à tous points de vue semblables.

Les expériences entreprises dans ces conditions ont abouti aux conclusions suivantes : Si on se contente de suivre la descendance de quelques couples, on constate que la fécondité de la mère ne permet de tirer aucune indication sur ce que sera la fécondité de ses filles. C'est ce que montre nettement l'inefficacité de la sélection à produire des races plus ou moins fécondes en partant chaque fois des Poules ayant eu la ponte la plus forte ou la plus faible.

Il est cependant incontestable qu'il y a dans la fécondité des Poules quelque chose d'héréditaire : c'est ce qu'indique le fait, bien connu des aviculteurs, de l'existence de races présentant des fécondités diverses mais constantes dans chaque race, bien que les individus des différentes races soient élevés dans les mêmes conditions. La race Barred Plymouth Rocks est par exemple très féconde, tandis que la race Cornish Indian Games ne mani-

feste qu'une très faible productivité. La science des croisements, inaugurée par NAUDIN et MENDEL, fut le fil conducteur qui permit à PEARL d'obtenir des lignées pures, présentant chacune une fécondité propre, réapparaissant de génération en génération.

Les recherches de PEARL ont surtout porté sur la fécondité des Poules pendant l'hiver. En cette saison, beaucoup de Poules cessent complètement de pondre, d'autres présentent une fécondité plus ou moins intense. Les différences entre les lignées, lorsqu'on limite l'étude à la production des œufs d'hiver, apparaissent avec une remarquable netteté.

L'examen du résultat des croisements et de la fécondité des lignées pures a conduit l'auteur à distinguer, en ce qui concerne la production des œufs d'hiver, trois types de fécondité :

- a) Les poules qui ne pondent aucun œuf ;
- b) Celles qui ont une faible fécondité (définie arbitrairement par un nombre d'œufs inférieur à 30) ;
- c) Celles qui ont une haute fécondité (plus de 30 œufs).

Ces trois types de fécondité correspondent à des particularités héréditaires dont on peut, au moyen des croisements, étudier le mode de transmission. C'est ainsi que la haute fécondité est une propriété qui est transmise aux filles par le père et non par la mère. Les filles d'un même père ont en effet la même fécondité, que leur mère soit peu ou très féconde. Par contre la faible fécondité est héritée par les filles, aussi bien du père que de la mère.

PEARL n'a pas limité son étude à ces intéressantes constatations expérimentales, mais il a cherché à les expliquer à la lumière de la théorie mendélienne. Il émit pour cela l'hypothèse que la fécondité hivernale était conditionnée, au point de vue héréditaire, par trois facteurs génétiques :

- 1° Un premier facteur, P, facteur anatomique, déterminant dans la femelle la présence d'un ovaire ;
- 2° Un facteur physiologique L₁, qui, accompagné de F, déterminerait la faible fécondité ;
- 3° Un second facteur physiologique L₂ qui, étant accompagné de F seul, déterminerait aussi une faible fécondité, tandis qu'en présence de F et de L₁, il déterminerait la haute fécondité.

Pour expliquer que la haute fécondité ne puisse être héritée

que du père, PEARL supposa que le facteur L₂ était sex-limited, si bien que tandis que mâles et femelles pourraient être indifféremment homo ou hétérozygotes pour le facteur L₁, seuls les mâles pourraient être homozygotes vis-à-vis du facteur L₂, les femelles étant, à ce point de vue, nécessairement hétérozygotes.

Sans doute ces facteurs sont purement hypothétiques et basés sur une estimation arbitraire du degré de la fécondité. Il s'est trouvé cependant que la faible et la haute fécondité, définies par rapport au nombre moyen de 30 œufs d'hiver, correspondent d'une façon générale à deux patrimoines héréditaires dissemblables, partant à des conditions ou facteurs génétiques différents. Les résultats observés au cours des générations successives d'hybrides, provenant du croisement entre deux races de haute et de faible fécondités, sont en effet conformes au schéma établi d'après l'interprétation symbolique mise en avant par PEARL. Ces recherches montrent comment la science des croisements permet non seulement d'établir la part de l'hérédité dans la genèse de la fécondité, mais encore d'aboutir à une représentation symbolique permettant de prévoir les résultats. Ces conclusions ont une portée d'autant plus grande qu'elles sont basées sur des expériences faites dans des conditions de milieu aussi semblables que possible pour les différentes races, offrant par suite les garanties indispensables pour la validité d'un travail sur l'hérédité.

L'hérédité de la fertilité chez *Drosophila ampelophila*

Parmi les travaux faits sur l'hérédité de la fertilité, ceux qui ont trait aux *Drosophiles* sont, à l'heure actuelle, les plus complets et les plus suggestifs. Je les exposerai avec quelque détail.

Je tiens avant tout à affirmer, par anticipation, que la fertilité dépend énormément des conditions extérieures. J'en donnerai plus loin la démonstration. Mais cette dépendance doit être dès maintenant prise en considération, car il est facile de comprendre que l'on ne saurait comparer d'une façon vraiment efficace les fertilités de deux lignées, dans ce qu'elles ont d'héréditaire, que si l'on a soin de les placer dans des conditions rigoureusement comparables. Il est de plus indispensable de préciser quelle mesure de la fertilité on emploie et quel est le coefficient d'erreur

inhérent à chacun des procédés de mesure. Il est clair que dans le cas des *Drosophiles*, par exemple, si on base l'appréciation du degré de fertilité sur le nombre des œufs qui éclosent ou sur le nombre des descendants arrivés à la forme adulte, les résultats ne seront pas les mêmes, puisque dans le deuxième cas une diminution de la fertilité apparente résultera de la disparition de toutes les larves ou pupes qui seront mortes au cours du développement, par suite de causes accidentelles.

La combinaison de ces causes d'erreur : imprécision des conditions extérieures et mesure mal choisie de la fertilité, pourra vicier de façon complète les résultats d'une expérience ou du moins leur enlever toute valeur démonstrative.

I. — Elevages en lignée pure (inbreeding) et fertilité. —

Un des problèmes que de nombreux auteurs se sont attachés à résoudre est celui de savoir si le fait d'accoupler à chaque génération, pendant un temps plus ou moins long, des organismes proches parents, le plus souvent frères et sœurs, n'amène pas nécessairement une diminution de la fertilité de la lignée.

Cette recherche se rattache à une vieille croyance relative à l'action fâcheuse que la consanguinité exercerait dans l'espèce humaine ou parmi les animaux domestiques sur la descendance. Celle-ci serait souvent affectée de certaines maladies ou malformations, ou présenterait un état de déchéance, de faiblesse, accompagnée d'une diminution de la fertilité pouvant aboutir même à la stérilité.

Il y a d'ailleurs tout un ensemble de faits qui semblent montrer que l'on ne met pas impunément en présence des gamètes ayant des patrimoines héréditaires trop semblables, et qu'en tout cas la descendance d'individus ayant des hérédités dissemblables est généralement plus abondante et plus vigoureuse.

Déjà DARWIN (12) avait constaté, au cours de recherches effectuées sur 57 espèces de plantes, que le croisement est plus avantageux pour la descendance que l'autofécondation. Dans le cas des Primevères, il remarqua que le pollen des fleurs longistyles donnait de meilleurs résultats lorsqu'il fécondait les ovules d'une plante brévistyle que s'il était amené à féconder les ovules de sa propre variété.

Des expériences faites sur le Maïs par EAST (18) et par C. H. SHULL

établissent nettement cette supériorité du croisement entre individus de lignées différentes. C'est ainsi qu'ayant croisé deux races pures de Maïs, maintenues en cet état depuis un certain temps, ces auteurs virent que les hybrides étaient nettement plus grands, plus vigoureux, produisaient une plus grande quantité de grains que les deux parents.

Parmi les expériences faites sur les animaux, on peut citer, outre celles relatives aux *Drosophiles* que j'analyserai plus longuement, des expériences de WEISMANN sur les Souris blanches et de RITZEMA-BOS sur les Rats. WEISMANN éleva des Souris en lignée pure pendant 29 générations, en croisant systématiquement les frères et les sœurs à chaque génération, et constata que les descendants étaient de moins en moins nombreux, que les cas de stérilité se multipliaient et que la plupart des individus restaient petits et peu vigoureux. Les expériences de RITZEMA-BOS sur des Rats aboutirent à des résultats analogues.

Non seulement la similitude de patrimoine héréditaire des conjoints peut diminuer la vigueur ou éventuellement la fertilité des descendants, mais elle peut s'accompagner parfois d'une véritable incompatibilité des gamètes déterminant la stérilité. C'est en ce sens qu'il faut interpréter le fait que, chez de très nombreuses plantes monoïques, l'autofécondation est impossible. Une étude intéressante d'un cas de ce genre est due à CORRENS et permet, dans une certaine mesure, de préciser la cause de cette stérilité. Les expériences de CORRENS ont porté sur *Cardamine pratensis*, plante où l'autofécondation est inefficace, alors que le pollen d'un individu peut féconder les ovules de n'importe quel autre individu. Pour expliquer cette incompatibilité des gamètes, CORRENS supposa que chaque individu possédait un facteur particulier, produisant une sécrétion stigmatique, capable d'inhiber le pollen de la même plante. En fait, il constata que dans les essais d'autofécondation les grains de pollen restaient à la surface des stigmates, sans entrer en germination. De l'absence d'autofécondation, il résulte que toute plante est, vis-à-vis de ce facteur sécrétoire, hétérozygote. Si nous appliquons à ce cas le raisonnement mendélien, nous voyons que du croisement entre une plante A ayant les facteurs A et a et une plante B, possédant les facteurs B et b, il résultera quatre catégories d'hybrides : AB, Ab, Ba, ba. Si nous venons à croiser ces hybrides F₁ avec les parents

A et B, la fécondation ne sera possible que pour ceux des hybrides ne possédant pas le facteur caractéristique du parent. Les ovules d'un hybride Ab ne pourront être fécondés par le pollen de A, en raison de l'inhibition de ce pollen sous l'influence des sécrétions stigmatiques déterminées par le facteur A, mais pourront l'être par le pollen de B; c'est ce que montre le tableau suivant :

Croisement $F_1 \times P.$				
AB		—		—
Ab	$\times A$	—	$\times B$	+
Ba		+		—
ab		+		+

Le résultat est que, dans chaque croisement $F_1 \times P$, 50 p. 100 seulement des hybrides seront fécondés, les autres restant stériles. C'est ce que l'expérience a entièrement vérifié.

Il y a donc tout un ensemble de faits qui tendent à montrer que la trop grande parenté de patrimoine héréditaire engendre soit la stérilité, soit un affaiblissement général de la descendance.

La pratique des élevages en lignée pure, des élevages *inbreeding* comme disent les américains par rapport aux élevages *cross-breeding* ou avec croisements, a posé à nouveau la question sur le terrain expérimental. Il s'agit en effet de rechercher l'influence de ce mode d'élevage en lignée pure, sur la fertilité et la vigueur des descendants. Plusieurs essais de ce genre ont été réalisés sur *Drosophila ampelophila*, mais n'ont abouti le plus souvent, ainsi que nous allons le voir, qu'à des conclusions imprécises, en raison des deux causes d'erreur que j'ai précédemment signalées.

A. — *Recherches de* W. E. CASTLE, F. W. CARPENTER, A. H. CLARK, S. O. MAST et W. M. BARROWS (9). Les recherches de ces auteurs ont principalement porté sur une lignée de *Drosophila ampelophila* (lignée A) qui fut maintenue en inbreeding pendant 59 générations, de 1902 à 1905. Cette lignée fut d'abord suivie par F. W. CARPENTER jusqu'à la treizième génération; elle passa ensuite entre les mains de A. H. CLARKE (septembre à juillet 1902), puis de W. E. CASTLE (juillet 1902-octobre 1904) et

enfin échut à W. M. BARROWS (octobre 1904 à mai 1905). L'inbreeding ne fut interrompu qu'entre août et octobre 1904, période pendant laquelle les Mouches furent laissées en vrac et donnèrent approximativement deux générations.

Les conditions de l'expérience ont été extrêmement variables. « Nous avons eu l'intention, disent les auteurs, de réaliser des conditions extérieures aussi voisines et aussi proches de l'optimum que possible », mais cette intention ne paraît guère avoir été suivie de réalisation. Les élevages furent pratiqués, en effet, dans de petits bocaux de verre de 8 centimètres sur 6, fermés par des plaques de verre. Le milieu nutritif fut constitué d'abord par des raisins fermentés, puis par des bananes pourries, dont on provoquait au préalable la fermentation par l'addition d'un peu de Levure ou de jus de bananes déjà fermentées. Aucune précaution aseptique n'étant prise, nous savons que, sous ce mot de fermentation, se cachent des modifications très variables, d'un bocal à l'autre, de la flore microbienne et par suite du milieu nutritif lui-même.

Quant à la température des élevages, c'était la « température ordinaire (?) du laboratoire » ! Cette température était essentiellement variable. A maintes reprises, les auteurs en invoquent les variations pour expliquer les écarts de fertilité par trop considérables observés dans leurs élevages. Une autre cause d'erreur provient de l'inexpérience des biologistes qui se sont successivement occupés de cette lignée et qui durent faire leur apprentissage, en ce qui concerne la meilleure façon d'élever ces organismes, sur les premières générations qui passèrent entre leurs mains. Les auteurs eux-mêmes reconnaissent que leurs méthodes peuvent avoir été dissemblables au point d'amener des différences importantes dans les résultats observés.

En somme, les conditions d'élevages ont été des plus inconsistantes et souvent extrêmement défavorables. Cette constatation nous permettra de ne pas nous étonner de l'incohérence des résultats consignés par les auteurs dans leur travail.

En ce qui concerne la façon de mesurer la fertilité de la lignée, CASTLE et ses collaborateurs opéraient de la façon suivante : A chaque génération ils prenaient, au hasard, quelques couples, 3 à 16, le plus souvent 5 à 6 et en observaient la descendance. Lorsqu'au bout de 2 à 3 semaines un couple n'avait pas encore donné

de descendants, il était noté comme stérile. La descendance des couples fertiles était dénombrée sur les imagos venant d'éclore, si bien que la fertilité était mesurée par le nombre de descendants arrivés à l'état adulte. Les auteurs ne nous donnent pas le nombre de descendants observés pour chaque couple, mais seulement le chiffre moyen et le chiffre maximum des descendants observés à chaque génération, ce qui ne fournit qu'une indication assez vague sur ce que fut la descendance de chaque paire.

Cette méthode d'appréciation de la fertilité est celle qui expose le plus à des erreurs graves. Comparer les nombres de descendants arrivés à l'état adulte, c'est faire état de résultats globaux qui comprennent non seulement les différences héréditaires possibles de fertilité, mais encore toutes celles pouvant provenir de la plus ou moins grande mortalité accidentelle des embryons, des larves aux divers stades et des pupes. Or, comme nous le verrons, cette mortalité peut être, dans certaines circonstances, considérable et d'une amplitude bien supérieure à celle des variations héréditaires recherchées. Elle est particulièrement à prendre en considération dans le cas d'expériences faites sans précision des conditions extérieures comme c'est ici le cas.

Il est de plus très important, même si les conditions de milieu sont uniformes, de s'assurer que les chiffres observés correspondent bien à une mesure réelle de la fertilité, c'est-à-dire que l'on a bien recueilli la totalité de la descendance d'un couple considéré. A ce sujet les auteurs nous disent que les parents « étaient laissés en reproduction continue dans le bocal, aussi longtemps que possible. » et que d'ailleurs lorsqu'une femelle mourait ou s'échappait, il n'était tenu compte du nombre de descendants que si la mère avait pondu la totalité de ses œufs. Mais il est bien difficile de s'assurer qu'une femelle a réellement achevé de pondre, à moins de se rendre compte directement de l'état des ovaires, ce qui n'a pas été fait. D'autre part les auteurs nous parlent de générations complètes « c'est-à-dire recueillies dans les bocaux où la mère vivait *depuis au moins trois semaines* ». Or, même à la température ordinaire(?), les Mouches vivent et continuent à se reproduire beaucoup plus longtemps, parfois pendant 2 et 3 mois. Il est donc certain que les descendes observées n'ont été qu'une image très infidèle de ce qu'elles

auraient pu être, si les femelles avaient réellement épuisé leur capacité de reproduction.

Un autre moyen d'apprécier la fertilité eut été de dénombrer les descendance correspondante, pour chaque femelle, à un même nombre de jours de ponte, mais cette comparaison n'eut été valable que si toutes les conditions, principalement la température, avaient été rigoureusement identiques à travers les générations et nous savons que ces conditions furent absolument imprécises et variables.

A ces critiques fondamentales j'ajouterai que, même si les descendance dénombrées avaient constitué une mesure réelle de la fertilité des couples envisagés, celle-ci, eu égard au petit nombre de couples essayés, n'eut pas permis de rien conclure relativement à la fertilité de la lignée elle-même. Cette fertilité n'eut pu être appréciée que d'après une moyenne portant sur un nombre beaucoup plus considérable d'essais à chaque génération.

Je vais maintenant exposer brièvement les faits relatés par les auteurs et passer en revue les conclusions qu'ils ont cru pouvoir en tirer.

Pendant la première année, on ne fit aucune attention à la fertilité de la lignée A. Cela est d'autant plus regrettable qu'il eut été très intéressant de connaître le degré de fertilité du stock utilisé, avant qu'il soit maintenu en état d'inbreeding. Cependant, à la sixième génération, 3 couples essayés donnèrent une moyenne de 125 descendants, avec comme maximum 151.

De la treizième à la vingt-quatrième génération, on trouva une proportion de 17 à 18 p. 100 de couples stériles. Le nombre moyen des descendants des couples fertiles fut de 39, le maximum de 145.

De la vingt-quatrième à la trentième génération, on observa en moyenne 28 p. 100 de paires stériles. La descendance moyenne fut de 124, le maximum de 196. A la vingt-neuvième génération le nombre moyen des descendants atteignit 153, ce que les auteurs attribuent à la haute température du moment (septembre 1903). A la trente-et-unième génération, au contraire (octobre 1903), la fertilité tomba à un degré extrêmement faible. La descendance moyenne de 3 couples fertiles fut de 4, le maximum de 7; les deux autres couples produisirent donc en tout 5 descendants.

Les six générations suivantes (32^e à 37^e) donnèrent un meilleur

rendement : 13,5 p. 100 des couples furent stériles (8 sur 59) et la descendance moyenne fut de 41 descendants.

Pendant les cinq générations suivantes (38° à 42°) la fertilité augmenta brusquement et fut plus que doublée. Il n'y eut que 6 paires stériles sur 51 (11,7 p. 100) et la moyenne des descendants atteignit 137.

Une nouvelle baisse survint à la quarante-troisième génération avec une descendance moyenne de 63 et un maximum de 81.

À partir de la quarante-troisième génération, on ne fit plus de numération des descendants et finalement, pendant deux mois, les Mouches furent laissées en vrac avant d'être à nouveau maintenues en inbreeding.

Cette cessation de l'inbreeding ne parut pas produire de grands effets, car les nombres moyens des descendants, aux générations suivantes, furent d'abord très semblables à ce qu'ils étaient auparavant (100, 187, 63), puis brusquement montèrent à un niveau qu'ils n'avaient jamais atteint (229 à 308) pour ensuite redescendre à nouveau ; par contre la stérilité avait à peu près entièrement disparu.

Si, comme l'ont fait les auteurs, on représente graphiquement la fertilité des générations successives, telle du moins qu'elle a été mesurée, on se trouve en présence d'une courbe essentiellement capricieuse ; la fertilité augmente, diminue, remonte, subit d'incessantes fluctuations. Pour expliquer ces variations, les auteurs parlent d'une *variation cyclique* de la fertilité, ce qui ne veut évidemment rien dire. Or, si on examine la courbe, on voit que les principales ascensions correspondent grosso modo aux mois les plus chauds de l'année et les parties les plus basses aux périodes froides. L'ascension finale, qui s'observe cependant en janvier 1905, s'explique facilement par ce fait que l'expérimentateur (alors W. M. BARROWS), ayant constaté l'action du froid sur la génération précédente, transporta les élevages dans une chambre chaude.

Cette action de la température, les auteurs l'ont en effet reconnue eux-mêmes. Ainsi, en mai 1903, la moyenne étant tombée de 88 à 33, ils émettent l'idée que la température basse du laboratoire, par suite de la cessation du chauffage par le calorifère, « produisit cette baisse de fécondité par suite d'une fermentation incomplète de la banane ou en affectant directement la produc-

tion des œufs par la femelle ». Lorsqu'à partir de juin 1903, la température extérieure remonta, celle-ci, nous disent-ils « réalisa pour les Mouches les conditions optima de reproduction, et naturellement le nombre moyen des descendants s'éleva aussitôt ».

Ce qui est le plus étonnant, c'est qu'après avoir fait de semblables constatations, les auteurs n'aient pas compris la nécessité impérieuse de rendre uniformes, au moins les conditions de température, ou de renoncer à tirer des expériences, telles qu'elles avaient été réalisées, aucune conclusion. Les écarts résultant des variations de la température, les erreurs liées à la façon dont on jugeait de la fertilité sont d'un tel ordre de grandeur, qu'il serait absolument vain de chercher à reconnaître, parmi ces résultats d'ailleurs incohérents, une variation quelconque de la fertilité, ni surtout d'en scruter l'origine.

Aussi n'est-il pas étonnant que les conclusions des auteurs soient un peu le reflet de l'incohérence des résultats. Après nous avoir dit, en effet, qu'il « est très improbable que la moindre fertilité de la lignée A soit due à l'inbreeding », la conclusion n° 1 n'en est pas moins que « l'inbreeding réduit *probablement* d'une manière très faible la productivité des *Drosophiles*, mais que la productivité peut être complètement maintenue, malgré un inbreeding constant, entre frères et sœurs, si l'on sélectionne les familles les plus productives ».

En somme ces recherches n'apprennent absolument rien relativement à la question des effets de l'inbreeding sur la fertilité et j'aurais même négligé complètement de les citer, si elles ne constituaient pas la plus belle illustration que l'on puisse trouver de la thèse que j'ai soutenue, au cours de tout ce travail, de l'absolue nécessité de préciser à fond les conditions du milieu avant d'entreprendre aucune recherche expérimentale sur l'hérédité.

Expériences de W. J. MÖNKHAUS. — De même que les auteurs précédents, W. J. MÖNKHAUS (39) s'est proposé de rechercher l'influence de l'inbreeding sur la fertilité des *Drosophiles*. Ses observations concernent une lignée maintenue en état d'inbreeding pendant 75 générations.

A un certain point de vue, ces recherches sont nettement supérieures aux précédentes. En ce qui concerne notamment la mesure de la fertilité, MÖNKHAUS a compris la nécessité de comparer le nombre des œufs pondus à celui des descendants arrivés

à l'état adulte. Aussi fit-il, dans chaque cas, le dénombrement des œufs pondus, le pourcentage des œufs ayant donné des larves, enfin celui des imagos sortis des pupes. En procédant ainsi, il a pu se rendre compte que, dans la presque totalité des cas, les femelles des couples stériles pondent des œufs, mais que ceux-ci ne se développent pas.

Pour des raisons pratiques, l'auteur dut malheureusement limiter ses investigations pour chaque couple aux deux premières centaines d'œufs. Or, ainsi qu'il l'a constaté lui-même, le nombre total des œufs pondus peut être très supérieur à ce chiffre. Il nota par exemple qu'une femelle ayant vécu 34 jours avait pondu 907 œufs et que ce chiffre ne représentait pas le nombre maximum, puisqu'il avait observé une femelle ayant vécu 153 jours. L'observation portant sur les deux premières centaines d'œufs ne peut donc donner qu'une idée très grossière du degré de fertilité.

Une critique beaucoup plus grave de la méthode de travail de cet auteur a trait aux conditions d'élevage, qui ne furent guère meilleures que celles utilisées par CASTLE et ses collaborateurs. Les Mouches étaient en effet élevées comme précédemment dans de petits bocalux, sur de la banane, et à des températures présentant de grands écarts (15°5 à 26°5).

L'auteur s'est d'ailleurs rendu compte, dans une certaine mesure, de l'inconvénient que présente cette inconstance des conditions; il note en effet que sous l'influence de certaines modifications du milieu nutritif (dessèchement, développement de moisissures) des lignées peuvent être détruites; ailleurs il attribue à des changements dans l'état de la nourriture les différences qu'il constate dans le nombre des œufs pondus. Il est vrai que, dans d'autres cas, il considère ces variations comme liées à des différences individuelles des femelles. Cette mise en avant des conditions externes ou des facteurs internes est faite d'ailleurs tout à fait arbitrairement, l'action des conditions de milieu n'étant invoquée que lorsque le résultat paraît difficile à expliquer autrement. Malgré l'inconstance des conditions de ses élevages, MÖNKHAUS a cru pouvoir négliger cette cause d'erreur, en admettant que toute Mouche qui pond a réussi à échapper aux mauvaises conditions et que par suite sa descendance peut-être considérée, comme une mesure exacte de la fertilité de la lignée. Cette interprétation est en réalité profondément inexacte. Entre les

conditions tout à fait défavorables qui engendrent la stérilité ou tuent les organismes et les conditions optima, il y a, en effet, tous les degrés et par suite la fertilité peut être affectée de manière très variée et avec des intensités très différentes.

Réalisées dans des conditions aussi imprécises, les expériences de MÖNKHAUS ne pouvaient guère donner de meilleurs résultats que celles de CASTLE. Le seul progrès par rapport à la méthode de ce dernier auteur résulte du fait que MÖNKHAUS tenait compte non seulement des descendants adultes, mais aussi du nombre des œufs pondus et de la mortalité survenue au cours du développement, pour apprécier la fertilité des lignées. Les conclusions qu'il a cru pouvoir formuler sont les suivantes :

Sans nier que l'inbreeding puisse exercer une action sur la fertilité, il n'a rien observé dans ses élevages qui permit d'établir l'existence d'une semblable action.

En ce qui concerne la stérilité, telle qu'il l'a observée, il considère qu'elle affecte exclusivement les mâles et dépend uniquement de facteurs internes. Il ne fait intervenir les facteurs externes, comme cause possible de la stérilité, que pour expliquer les quelques cas de stérilité observés chez des femelles.

Le milieu, dont il n'a pas cru utile de préciser la constitution et dont il néglige l'existence chaque fois que les résultats paraissent pouvoir s'expliquer sans lui, est en somme le facteur auquel l'auteur est obligé de recourir, dès que les résultats ne sont plus conformes à ce qu'il considère comme vraisemblable. Ceci juge la méthode de travail utilisée.

Expériences de R. R. HYDE. — Cet auteur ne donnant aucune indication sur ses conditions d'élevage, il est difficile de porter un jugement sur les résultats qu'il a obtenus ; je me contenterai de les exposer brièvement :

En suivant une lignée de *Dr. ampelophila*, maintenue en inbreeding, HYDE (30) eut son attention surtout attirée par l'augmentation rapide du nombre des couples stériles. C'est cette *stérilité* qu'il a étudiée plutôt que la fertilité des couples donnant des descendants. Contrairement à CASTLE qui considérait que la diminution de fertilité et la stérilité marchaient de pair, celle-ci n'étant que l'aboutissant de celle-là, HYDE constata que la stérilité et la faible productivité étaient des processus indépendants l'un de l'autre et relevant de mécanismes héréditaires différents.

Tandis que la stérilité observée par CASTLE portait à la fois sur les mâles et les femelles, et celle signalée par MÆNKHAUS à peu près exclusivement sur les mâles, la stérilité étudiée par HYDE n'affectait guère que les femelles. Ces femelles stériles ne pouvaient aucun œuf. Ceci n'était pas dû à ce que l'ovaire ne produisait pas d'ovules murs, mais provenait de quelque vice de conformation empêchant la fécondation et la ponte. L'abdomen de ces *Drosophiles* stériles devenait, en effet, énorme et renfermait un très grand nombre d'œufs. L'accouplement pouvait avoir lieu, mais la fécondation n'était pas réalisée. Une preuve directe que la stérilité était liée à quelque obstacle à la ponte est qu'en pressant sur l'abdomen de ces femelles, on ne pouvait déterminer l'issue d'un seul œuf, tandis que la même manœuvre, appliquée à une femelle normale, en fait toujours sortir quelques-uns.

Pendant les cinq premières générations de la lignée étudiée, cette stérilité fut relativement rare (8 cas sur 61 couples examinés), mais, à la sixième génération, le nombre des couples stériles atteignit brusquement une proportion voisine de 50 o/o (51 cas sur 105). Sur ces 51 cas, 47 furent attribuables aux femelles, trois seulement aux mâles, un cas restant douteux. Cependant cette stérilité, bien que l'inbreeding ait été continué, se trouva presque éliminée, sans doute par suite d'une sélection inconsciente. Voici, en effet, le pourcentage des couples stériles observés dans les générations suivantes, avec l'indication des cas qui purent être, à coup sûr, attribués à une défectuosité des femelles.

F7	—	15 couples stériles sur 34 dont 4 ♀
F8	—	39 » 110 » 34
F9	—	6 » 40 » 5
F10	—	0 » 11 » 0
F11	—	28 » 182 » 6

En F11, sur 28 cas de stérilité, six seulement proviennent d'une stérilité des femelles. L'auteur considère que la stérilité, en ce qui concerne la forme affectant spécialement les femelles, s'est ainsi trouvée pratiquement éliminée, ce qui prouverait, en tout cas, que l'inbreeding n'est pas la cause de cet état particulier.

Que cette stérilité soit liée à un état spécial du patrimoine héréditaire, c'est ce qui paraît résulter des croisements que l'auteur effectua entre cette lignée et d'autres lignées témoins non main-

enues en imbreeding et ne présentant qu'un très faible pourcentage de cas de stérilité. R. HYDE constata en effet que la stérilité disparaît presque à la première génération d'hybrides, pour réparaître chez une partie des hybrides de deuxième génération. C'est ainsi qu'en F₁, sur 831 couples examinés, il n'y en eut que 19 de stériles (2,3 o/o), dont cinq cas attribuables aux femelles, alors qu'en F₂, sur 2.644 couples, 407 se montrèrent stériles (16 o/o), parmi lesquels 237 cas purent être attribués aux femelles, et 60 aux mâles.

En somme, cette forme de stérilité se comporterait, dans l'ensemble, à peu près comme un caractère récessif et serait transmise par les frères et sœurs fertiles aux petites-filles, non aux petits-fils. L'imbreeding ne jouerait dans sa genèse qu'un rôle indirect, en favorisant le rapprochement d'individus d'une même lignée portant dans leur patrimoine, à l'état latent, la condition de cette défectuosité.

Conclusion. — De cet ensemble de recherches il est difficile de tirer aucune conclusion précise. Les faits ne sont pas nets; alors même qu'ils paraîtraient l'être, ils ne sauraient être considérés comme une base solide d'interprétation, en raison précisément de l'inconstance des conditions du milieu, susceptibles par leurs variations incessantes de déterminer des effets de nature semblable et d'intensité au moins égale à ceux que l'élevage en imbreeding serait capable de réaliser.

Il semble cependant, surtout d'après les recherches de HYDE, que l'apparition d'un pourcentage élevé de couples stériles ait été en rapport avec l'absence de croisements, mais que l'imbreeding n'ait joué dans la réalisation de cette particularité qu'un rôle très secondaire.

Ce que l'on sait aujourd'hui du mécanisme de l'apparition des anomalies, attribuées dans l'espèce humaine à la consanguinité, montre, en effet, que ces anomalies ne sont pas produites par quelque action mystérieuse de la parenté, mais se trouvent réalisées grâce à certaines combinaisons que les unions consanguines facilitent. Les états pathologiques dont il s'agit se comportent, en effet, dans les croisements, à la façon de caractères récessifs par rapport à l'état normal. Il en résulte qu'ils ont plus de chances d'être réalisés lors d'un croisement consanguin qu'à la

suite d'un accouplement entre individus de lignées ne présentant entre elles aucun degré de parenté.

Lorsqu'un individu, hétérozygote par rapport à la malformation récessive, par suite d'apparence normale, vient à être croisé avec un individu normal homozygote, la maladie récessive continue à rester inscrite dans le patrimoine héréditaire de la moitié des descendants mais sans cesser d'être latente, et il en est ainsi tant que les hétérozygotes ne sont pas croisés entre eux. Si nous désignons par N l'état normal dominant et m l'état pathologique récessif, les résultats peuvent être représentés par le schéma suivant :

$$\begin{array}{c} Nm \times NN \\ | \\ NN + Nm \times NN \\ | \\ NN + Nm, \text{ etc...} \end{array}$$

Si, au contraire, comme cela est fréquent dans les unions consanguines, le croisement est fait entre deux hétérozygotes, un quart des descendants seront des récessifs purs, par suite présenteront effectivement la malformation qui était seulement latente chez leurs parents :

$$\begin{array}{c} Nm \times Nm \\ | \\ NN + 2Nm + mm \end{array}$$

Il est évident que si, par hasard, deux conjoints, bien que non parents, se trouvent avoir la même formule Nm , le résultat sera le même que précédemment. Ceci montre bien que la consanguinité n'engendre pas, par elle-même, l'état pathologique, mais n'intervient qu'en mettant en présence des individus de constitution héréditaire semblable, par rapport à la particularité envisagée.

Ces considérations nous permettent d'entrevoir de quelle manière l'état d'inbreeding serait susceptible de modifier la fertilité des descendants ou de multiplier les cas de stérilité en permettant la réalisation de combinaisons héréditaires qui n'auraient que peu de chances de se produire dans les conditions ordinaires de croisement. Ceci suppose que la fertilité et ses différents éléments (fécondité, aptitude à la fécondation, ou incompatibilité des

gamètes, etc.) dépendent de facteurs génétiques susceptibles d'entrer en combinaisons diverses.

Or nous avons déjà vu comment, en ce qui concerne la fécondité, PEARL fut amené à admettre l'existence de différents facteurs de fécondité pouvant être séparés dans les gamètes. On peut de même admettre que la fertilité, dans ce qu'elle a d'héréditaire, dépend d'un ou de plusieurs couples de facteurs génétiques. Il est facile de comprendre que s'il existe par exemple des facteurs de haute fertilité dominants F et d'autres de faible fertilité récessifs f , les occasions de croisements entre hétérozygotes Ff seront nombreuses dans les élevages inbreeding et qu'il en résultera des individus ff de faible fécondité. Selon que la sélection, c'est-à-dire le choix des couples reproducteurs à chaque génération, sera faite en prenant dans la descendance les couples les moins féconds, ou les plus féconds, ou au hasard, la fertilité aura tendance à diminuer, ou à rester au moins au même niveau, ou à varier dans des directions quelconques. C'est dans ce sens que l'on pourrait, à condition d'opérer dans des conditions rigoureusement comparables, entreprendre avec fruit de nouvelles recherches relatives à l'effet de l'élevage en lignée pure sur la fertilité.

L'idée que la fertilité, qui résulte de dispositions anatomiques et de mécanismes physiologiques très complexes, puisse dépendre de facteurs génétiques indépendants, représentatifs en quelque sorte d'un certain nombre de descendants, peut paraître au premier abord surprenante. Cependant bien que la nature de ces facteurs et leur mode d'action restent entièrement obscurs, on peut dire qu'il existe tout un ensemble de recherches montrant que la fertilité se comporte, dans les croisements, comme si elle était conditionnée par de semblables facteurs génétiques. Ce sont ces recherches, du moins celles relatives aux *Drosophiles* — et ce sont les plus importantes — que je vais maintenant examiner.

II. Expériences de croisements entre lignées de fertilité différente. — Les recherches appartenant à cette catégorie ont généralement fourni des résultats plus nets que les précédentes, bien qu'effectuées dans des conditions aussi détestables. Il est facile d'en comprendre la raison. Lorsqu'il s'agit, en effet, de rechercher l'origine d'une variation, d'établir une relation de causalité, par exemple entre l'inbreeding et la diminution de

fertilité, la réalisation de conditions extérieures constantes est une nécessité absolue. Par contre, quand on se propose seulement de montrer, par des croisements, que les différences de fertilité, observées et prises comme données, sont liées à des états dissemblables du patrimoine héréditaire, la précision du milieu n'est pas une nécessité aussi impérieuse. Sans doute, en effectuant les croisements dans des conditions de milieu parfaitement comparables, on obtiendrait nécessairement des résultats plus uniformes, des pourcentages plus élevés, des différences plus accentuées et plus constantes, mais si les conditions de milieu ne sont pas trop inégales et si les degrés de fertilité sont suffisamment dissemblables, il est possible d'obtenir quand même des résultats, dont les moyennes indiqueront, grosso modo, de quelle manière s'effectue la transmission héréditaire de ces degrés de productivité. De semblables expériences, on peut donc tirer quelques indications, ce qui ne veut pas dire qu'il ne serait pas infiniment préférable de les réaliser dans des conditions constantes, de façon à pouvoir établir de véritables et solides conclusions.

Recherches de Castle. — CASTLE (9) a réalisé des croisements entre la lignée inbreeding dont j'ai déjà parlé (lignée A), qui donnait l'impression d'une lignée peu fertile, et des lignées témoins qui donnaient l'impression d'être d'une fertilité plus élevée. Ainsi, au moment où la lignée A ne donnait que 44 descendants en moyenne, trois couples d'une autre lignée fournissaient respectivement 529, 560 et 260 descendants. Quelques semaines plus tard, cette lignée témoin produisait 633 et 361 descendants pour deux couples, puis seulement 178 (ce que l'auteur attribue à la mauvaise nourriture) enfin, quatre mois plus tard, 174, 142, 79, 157, ce que l'on rapporte à une baisse de la température. Je signale ces faits parce qu'il est intéressant de montrer ici qu'une chute de 500-600 à 79-150 a pu être attribuée par les auteurs à une baisse de température, parce qu'il s'agissait d'une lignée témoin, alors que des variations bien moindres et observées dans des conditions aussi inconstantes sont, par ailleurs, attribuées à des facteurs internes.

Quoi qu'il en soit, CASTLE croisa des Mouches de la lignée A, avec des Mouches de la lignée D, ayant produit 164, 204, 304 et 241 descendants, en moyenne 228.

Les résultats furent les suivants :

Croisement ♀A × ♂D			♀D × ♂A		
—			—		
1 ^{er}	couple stérile.		1 ^{er}	couple stérile.	
2 ^e	—	146 descendants.	2 ^e	—	327 descendants.
3 ^e	—	106 —	3 ^e	—	315 —
4 ^e	—	150 —	4 ^e	—	206 —
5 ^e	—	114 —	5 ^e	—	163 —
Moyenne : 129			Moyenne : 255		

De l'étude de la fertilité des hybrides de première et de deuxième génération, CASTLE et ses collaborateurs ont cru pouvoir tirer les conclusions suivantes :

En croisant une race de faible productivité et tendant à la stérilité, avec une race de haute productivité, les hybrides de première génération sont tous de haute productivité quand c'est la mère qui était la plus fertile. Quand c'est le père, les descendants de première génération sont *généralement, mais non toujours*, de haute productivité.

D'autre part, à la deuxième génération, on observerait des descendants de haute productivité et d'autres de faible fertilité, si bien que cette dernière particularité, étant généralement non représentée en F₁, est envisagée comme un caractère mendélien récessif. Il faut toutefois noter qu'il y a des cas où elle n'a pas réapparu à la deuxième génération.

Il est difficile de se faire une opinion sur la portée réelle de ces recherches. Les résultats sont quelque peu inconstants, ce qui peut être évidemment dû à la variabilité des conditions externes. Les modifications de fertilité apparente pouvant résulter de cette variabilité des conditions sont d'un ordre tel que l'on manque évidemment de la base nécessaire pour apprécier les résultats apportés et en tirer une interprétation vraiment scientifique. Il est probable que CASTLE a eu entre les mains des lignées de fertilités différentes, il est possible que ces fertilités soient susceptibles de se comporter dans les croisements d'une manière assez semblable à celle des caractères mendéliens, ce sont là, je crois, les seules conclusions que l'on puisse formuler.

Recherches de HYDE. — Les croisements effectués par cet auteur ont l'intérêt d'avoir été réalisés entre deux lignées bien différentes, non seulement au point de vue de leur fertilité, mais quant à leur morphologie.

L'une des lignées était constituée par des *Drosophila ampe-*

lophila normales (forme sauvage) ayant une fertilité d'environ 200 descendants en moyenne, ce que l'auteur indique comme haute fertilité. Cette fertilité, eu égard aux résultats obtenus par MËNKHAUS et moi-même, est cependant assez faible pour des Mouches de la forme sauvage, mais elle est relativement élevée par rapport aux Mouches de l'autre lignée. Celle-ci, désignée sous le nom de *truncated*, provenait de Mouches obtenues par MORGAN, par mutations spontanées, dans les élevages suivis par cet auteur. Ces Mouches sont caractérisées par la forme de leurs ailes qui sont comme coupées plus ou moins carrément à une certaine distance de leurs extrémités. Les *Drosophiles* à ailes tronquées n'ont jamais pu être amenées à l'état de lignées pures ; toujours on voit, à chaque génération, reparaitre dans leur descendance un certain nombre de Mouches à ailes normales. En totalisant quelques chiffres donnés par HYDE, on voit que sur 6.328 Mouches de la lignée tronquée, appartenant à plusieurs générations, il y eut 887 Mouches à ailes normales, soit une proportion de 14 p. 100.

Une autre particularité de ces Mouches à ailes tronquées, signalée par HYDE, est la brièveté de leur existence. Voici quelques chiffres fournis par l'auteur.

Durées de vie observées pour :

♂ <i>truncated</i>	26, 27, 26, 26, 27, 23	jours
♀ —	16, 25, 17, 25, 19, 17	—
♀ <i>normal</i> (inbreed) . . .	45, 42, 41, 36, 45, 34, 45	— ⁽¹⁾
♀ —	37, 35, 33, 37, 35, 30, 26	—

Cet ensemble de faits montre qu'il s'agit de deux races différentes à bien des points de vue et dont il est intéressant de comparer les fertilités respectives.

Un premier résultat concerne la fertilité des mâles et des femelles selon qu'on accouple entre eux les individus de même race ou de race différente. Voici les moyennes des résultats observés.

(I)	♀ inbreed	×	♂ inbreed	190 descendants
(II)	♀ <i>truncated</i>	×	♂ <i>truncated</i>	48 —
(III)	♀ inbreed	×	♂ <i>truncated</i>	428 —
(IV)	♀ <i>truncated</i>	×	♂ inbreed	198 —

⁽¹⁾ Cette durée de vie pour des Mouches sauvages est faible, mais elle dépend essentiellement de la température au sujet de laquelle l'auteur ne donne aucune indication.

Les résultats du croisement III montrent que les ♂ truncated sont susceptibles de produire en abondance du sperme fécond puisqu'ils donnent, croisés avec une femelle sauvage, beaucoup plus de descendants que lorsque celle-ci est croisée avec son propre mâle.

Inversement le croisement IV nous apprend que les ♀ truncated produisent également un assez grand nombre d'œufs fécondables, puisque, malgré la brièveté de leur existence, elles donnent, lorsqu'elles sont fécondées par un ♂ sauvage, un nombre assez considérable de descendants, très supérieur en tout cas au résultat que l'on obtient lorsque ces femelles sont croisées avec un mâle de leur propre race.

En somme ♂ et ♀ truncated sont séparément d'une fertilité assez élevée, mais accouplés ensemble ne donnent qu'un petit nombre de descendants, ce qui paraît dû à quelque incompatibilité entre le sperme et les ovules de la race truncated. C'est cette incompatibilité qui serait la cause de la faible fertilité de cette race.

Dans une deuxième série de recherches, HYDE adopta une mesure plus précise de la fertilité des Drosophiles. Il se rendit compte que mesurer la fertilité à la manière de CASTLE, c'est-à-dire en se basant simplement sur le nombre des descendants adultes, était très insuffisant et il prit comme base de son appréciation le rapport existant entre le nombre des œufs pondus (fécondité proprement dite) et le nombre de ces œufs arrivant à donner des descendants adultes. Cette manière de faire le conduisit à des résultats intéressants.

C'est ainsi qu'il trouva que les œufs arrivaient à complet développement dans les proportions suivantes :

24 p. 100 pour la race truncated.

75 p. 100 pour la race sauvage inbred.

55 p. 100 dans le croisement ♀ truncated $\times$ ♂ inbred.

80 p. 100 dans le croisement ♀ inbred $\times$ ♂ truncated.

Pour expliquer la faible fertilité ainsi mesurée de la race truncated, l'auteur émit l'hypothèse que les œufs homozygotes, par rapport au caractère « ailes tronquées », ne sont pas fécondés ou meurent en cours de développement et que seuls les hétérozygotes sont capables d'exister à l'état adulte. Cette intéressante supposition ferait comprendre la réapparition constante de mou-

ches à ailes longues et l'impossibilité d'obtenir une race pure à ailes tronquées.

L'incompatibilité entre les gamètes d'une même lignée peut parfois devenir absolue. MORGAN a montré que, dans une lignée de *Drosophiles* à ailes rudimentaires, les mâles sont incapables de féconder les femelles ; par contre les deux sexes sont féconds lorsqu'on les croise avec des individus d'une autre catégorie.

J'arrêterai ici mon exposé des recherches de HYDE. Les résultats obtenus, malgré des conditions de milieu vraisemblablement peu constantes, montrent suffisamment l'intérêt qu'offrent des expériences de ce genre et combien il serait désirable de les reprendre dans des conditions parfaitement connues et uniformes, de façon à pouvoir serrer la question de plus près et tenter de saisir le déterminisme des variations observées.

Recherches de N. WENTWORTH. — Les expériences de cet auteur ont trait à la fertilité de *Drosophila ampelophila* à yeux oranges, provenant des mutations ainsi désignées, obtenues par MORGAN. L'auteur ne donne, lui non plus, aucune indication sur les conditions d'élevage, ce qui laisse supposer qu'elles n'avaient été l'objet d'aucun soin particulier. Ces recherches sont un exemple de la facilité avec laquelle certains néo-mendéliens croient pouvoir expliquer par des facteurs génétiques, sans aucune précaution spéciale, n'importe quels résultats.

WENTWORTH (68) étudia, en effet, la descendance d'un couple quelconque de *Drosophiles* à yeux oranges, dont il ne connaissait pas l'ascendance, ni la fertilité. Ce couple donna 126 descendants que l'auteur répartit en quatre lots, en se basant sur la taille et sur la vigueur apparente des Mouches. Cette classification arbitraire et faite quelque peu au hasard n'était basée sur aucune mesure précise, mais simplement sur des impressions. Un lot fut fait avec les Mouches paraissant les plus grosses et les plus vigoureuses, un autre avec les plus petites et les plus faibles d'apparence, les deux derniers avec des individus de type moyen quant à la taille et quant à la vigueur. Cette classification se serait trouvée justifiée après coup, car les Mouches du premier lot donnèrent une descendance moyenne de 135, celles du deuxième une descendance moyenne de 29 et les deux autres lots produisirent ensemble une moyenne de 72 descendants. Parmi les descendants des deux lots moyens, les uns se montrèrent

du type fertilité élevée, les autres du type fertilité faible.

Il semble donc justifié d'admettre que l'auteur est tombé sur deux lignées de fertilité différente et que les individus du type moyen se comportent, à ce point de vue, comme des hétérozygotes, se dissociant en leurs caractères constitutifs. Cette ségrégation des facteurs de la fertilité apparaît assez nettement dans les résultats des premières générations, comme l'indique le tableau suivant, ayant trait à la descendance de 4 couples du type moyen, pendant 4 générations.

	Couple A	Couple B	Couple C	Couple D
F ₂	81	72	79	84
F ₃	36 137	79 65	112 75	81 87
F ₄	31-60 78-142	72-86 34-77	65-121 68-82	87-144 156-133

Cependant la valeur de ces fertilités paraît assez relative si on examine les générations consécutives de certains couples de F₃. La descendance des couples successifs provenant d'un couple ayant donné 31 Mouches en F₃, fut la suivante : 24, 19, 31, 26, 22, 25, ce qui paraît indiquer une faible fertilité persistante. Par contre un couple ayant donné, en F₃, 86 descendants, la fertilité des générations successives se trouva exprimée par les chiffres de 150, 138, 161, 124, 152, 148. Un autre couple ayant donné 77 descendants, la fertilité des générations ultérieures fut exprimée par les chiffres 84, 68, 75, 56, 18, 24. On observe de même les séries suivantes :

F ₃	F ₄	F ₅	F ₆	F ₇	F ₈	F ₉
87	28	28	21	24	20	23
156	146	86	74	69	77	81
68	38	54	26	34	32	40
82	40	62	68	51	34	25
41	78	72	141	134	118	137

Il y a donc dans la fertilité des générations successives, mesurée, il est vrai, par un seul couple à chaque génération, des écarts considérables.

Ceci serait dû, d'après l'auteur, à ce qu'il y avait en présence plusieurs facteurs de fertilité. Pour le démontrer, il fit l'expérience suivante. Il recueillit la descendance d'un couple du lot intermédiaire et forma ainsi 39 couples qu'il mit en reproduction. Il constata que ces paires pouvaient, d'après le nombre de leurs

descendants, être réparties en sept groupes dont le tableau suivant indique la fertilité et la fréquence.

De 0 à 20 descendants		1 couple
De 20 à 40	—	4 —
De 40 à 60	—	7 —
De 60 à 80	—	14 —
De 80 à 100	—	9 —
De 100 à 120	—	3 —
De 120 à 140	—	1 —

On voit immédiatement que la répartition des couples n'est pas faite au hasard, mais que ceux présentant les fertilités les plus hautes et les plus basses sont distribués de part et d'autre d'une fertilité moyenne, correspondant au plus grand nombre de paires. La courbe de fluctuation que l'on obtient ainsi pourrait résulter de l'action, d'intensité inégale suivant les individus, qu'exercerait un facteur externe quelconque sur la fertilité de la population.

Négligeant une supposition de cette nature, WENTWORTH voit dans ces faits la preuve de l'existence de 6 facteurs génétiques dont chacun correspondrait à une fertilité de 20 descendants. L'absence de ces facteurs équivaldrait à une production de 0 à 20 descendants; la présence de 1 facteur à une fertilité de 20 à 40, celle de 2 facteurs à une fertilité de 40 à 60, etc...

Sans doute une pareille hypothèse permet de représenter symboliquement les faits observés, mais l'existence des facteurs incriminés paraît bien invraisemblable. D'ailleurs, il faudrait que l'auteur donnât la preuve que les variations observées dans la fertilité des différents couples sont bien liées à des dissemblances héréditaires et non à des inégalités dans les conditions de milieu. Or, comme il ne donne aucun détail en ce qui concerne ses conditions d'élevage, il est à présumer qu'elles n'ont pas été l'objet de soins particuliers. Il aurait été, d'autre part, nécessaire, en employant les croisements appropriés, d'isoler des lignées pures, présentant régulièrement les fertilités caractéristiques des diverses catégories de facteurs imaginés, pour que cette interprétation commençât à reposer sur autre chose que sur de pures apparences.

Conclusion. — J'ai adressé aux diverses recherches expéri-

mentales que je viens de passer en revue deux critiques fondamentales relatives, l'une à l'insuffisance numérique des résultats, l'autre à l'imprécision et à l'inconstance des conditions extérieures.

En ce qui concerne l'obligation de ne baser des conclusions que sur des chiffres élevés, je tiens à faire remarquer que cette nécessité est plus impérieuse lorsqu'il s'agit d'études ayant trait à la fertilité ou à la fécondité d'un organisme que lorsqu'il s'agit de recherches portant sur aucun autre problème d'hérédité.

Quand on étudie, par exemple, le résultat d'un croisement, au point de vue de la répartition dans la descendance de tel ou tel caractère mendélien, il n'est pas absolument indispensable d'examiner la totalité de la descendance des couples, car la proportion des descendants de chaque catégorie reste très comparable dans les différents lots, même si ceux-ci ne comprennent qu'un nombre relativement petit d'organismes. C'est ce que montrera l'exemple suivant que j'emprunterai à des recherches encore inédites que j'ai effectuées sur des Mouches que T. H. MORGAN a eu l'obligeance de m'adresser.

Il s'agit des résultats du croisement entre des *Drosophila ampelophila* ♀ à yeux rouges normales et des ♂ appartenant à la lignée désignée par MORGAN sous le nom de *barred*, dont l'œil est incolore avec une barre médiane pigmentée de rouge. L'examen d'un grand nombre de cas et de générations entières montre qu'en F₁ la descendance est constituée par environ 50 p. 100 de femelles à yeux *barred* ⁽¹⁾ et 50 p. 100 de ♂ à yeux rouges. Les mâles sont un peu plus nombreux que les femelles.

Je rapporterai ici les chiffres correspondant aux pontes partielles de 5 ♀ ainsi croisées, transportées dans de nouveaux tubes tous les 5 jours, pendant 20 jours. Les chiffres représentent les descendance nées dans chacun des tubes où la ♀ a séjourné.

N° du tube	♂ rouges	♀ réniformes	Total
1 ^{er} couple : E 128	105	87	193
E 163	43	32	75
E 244	35	39	74
E 282	37	41	78
	220	199	420

(1) Ces ♀ qui sont hétérozygotes ont une barre pigmentée plus large que les ♀ *barred* homozygotes et la tache pigmentaire possède une forme particulière (réniforme).

2 ^e couple : <i>E</i> 133	52	58	110
<i>E</i> 183	77	59	136
<i>E</i> 247	29	40	69
<i>E</i> 285	24	20	44
	182	177	359
3 ^e couple : <i>E</i> 126	142	114	259
<i>E</i> 182	89	89	178
<i>E</i> 235	54	40	98
	285	243	531
4 ^e couple : <i>E</i> 130	80	54	134
<i>E</i> 184	31	41	72
<i>E</i> 245	41	51	92
<i>E</i> 283	39	20	59
	191	166	357
5 ^e couple : <i>E</i> 131	42	43	85
<i>E</i> 185	36	34	70
<i>E</i> 246	35	34	69
<i>E</i> 284	34	28	62
	147	139	286

Il est facile de voir que, même pour des lots de moins de 50 individus, la proportion entre les deux catégories de descendants est sensiblement la même que dans l'ensemble de la descendance. L'examen de ces lots permettra donc de se faire déjà une idée assez exacte de ce que sera la génération tout entière et il n'est pas absolument indispensable de s'attacher à recueillir celle-ci intégralement.

Lorsqu'au contraire il s'agit d'études relatives à la fécondité ou à la fertilité des *Drosophiles*, il devient nécessaire d'obtenir de chaque couple un nombre de descendants aussi voisin que possible de celui exprimant la capacité reproductrice totale du couple. Les lots correspondants même à des périodes égales peuvent être en effet très différents. C'est ce que montrera la comparaison des descendances laissées par des *Dr. ampelophila* aseptiques, appartenant à des lignées différentes, dans les différents tubes ⁽¹⁾ où elles ont été transportées tous les 5 à 8 jours.

(1) Le milieu nutritif était constitué par de la Levure et les autres circonstances extérieures étaient aussi constantes que possible. Dans ces conditions, la mortalité des larves et des pupes fut pratiquement nulle si bien que les chiffres de descendants expriment très sensiblement les pontes correspondantes.

	N° des tubes	jours	♂	♀	Total
1 ^{er} couple :	1288	6	73	90	163
	1346	6	31	35	66
	1409	8	66	72	138
	1515	8	31	38	69
		28	201	235	436
2 ^e couple :	1289	5	58	64	122
	1347	6	46	38	84
	1410	8	26	36	57
	1516	8	53	42	96
		27	183	176	359
3 ^e couple :	1292	6	52	50	102
	1353	6	45	31	76
	1416	8	22	26	48
	1510	8	33	20	54
		28	152	127	280
4 ^e couple :	1293	6	58	65	123
	1354	6	32	37	69
	1417	8	63	52	115
	1511	1	7	11	18
		21	160	165	325
5 ^e couple :	1296	5	31	35	66
	1361	6	19	17	36
	1422	8	16	18	34
	1517	8	40	56	96
		27	106	126	232
6 ^e couple :	1297	5	65	58	123
	1362	6	54	54	113
	1423	8	60	60	124
	1518	8	49	36	85
		27	237	208	445

Il est facile de voir, par ces exemples, que si dans chaque lot de cinq à huit jours de ponte d'une même femelle, la proportion de ♂ et de ♀ se trouve sensiblement comparable, il n'en est plus de même du nombre moyen de descendants, par jour, observé dans les différents lots successifs. Le résultat est qu'une ponte partielle de cinq jours au plus ne peut donner qu'une idée très inexacte de ce qu'aurait été la fertilité du couple si celui-ci avait été suivi pendant un mois au moins ou mieux jusqu'à l'épuisement de sa capacité reproductrice.

Je ferai remarquer que les différences d'amplitude assez gran-

des que l'on relève dans les pontes d'une même femelle, pendant les périodes successives de cinq jours, ont été observées, bien que les conditions de température (24°) et de constitution du milieu nutritif soient restées en apparence rigoureusement comparables. Une étude plus approfondie montra que ces différences étaient cependant dues, en grande partie, à des variations minimes dans le degré de sécheresse ou d'humidité de la surface du milieu.

Cette observation, qui prouve qu'il suffit de changements infimes dans les circonstances extérieures pour faire varier beaucoup la fertilité apparente des Mouches, me ramène à la deuxième critique que j'ai été amené à formuler. Le moment est venu de préciser davantage cette dépendance de la capacité de reproduction des *Drosophiles* vis-à-vis des facteurs du milieu, et d'établir la nécessité d'uniformiser les conditions d'élevage pour rendre valables les recherches relatives à l'hérédité de la fécondité et de la fertilité.

XI

RECHERCHES PERSONNELLES SUR LES FACTEURS EXTERNES DE LA FÉCONDITÉ ET DE LA FERTILITÉ

La plupart des expériences que je vais rapporter ont consisté à étudier comparativement la fécondité et la fertilité de Mouches élevées, soit dans de bonnes conditions de nutrition, soit dans des conditions de nutrition défectueuses, les autres constituants du milieu restant constants (26).

Avant d'exposer les résultats de ces recherches, je dois, pour en faciliter l'interprétation, indiquer comment se comportent les *Drosophiles* sur les milieux riches ou pauvres et montrer comment l'intensité de la nutrition retentit, non seulement sur la durée de la croissance, mais aussi sur l'accumulation des réserves du tissu adipeux, c'est-à-dire sur l'élaboration des matériaux dont la nymphe aura besoin pour la multiplication de ses cellules imaginaires et le développement de ses éléments génitaux.

1° Comportement des Drosophiles sur milieu riche. —

Ce milieu est constitué par de la Levure de boulangerie, pressée, diluée dans l'eau, dans la proportion de 1 pour 3, puis incorporée à du coton hydrophile et enfin stérilisée à l'autoclave à 120°.

A 23°, sur ce milieu, le développement, depuis le moment où les œufs sont pondus jusqu'à celui de l'éclosion des premières mouches se fait en onze à douze jours, dont six à sept jours correspondent à la durée du développement larvaire et cinq à la période de métamorphose. Pratiquement, dans les élevages aseptiques, tous les œufs fécondés aboutissent à des Mouches, les cas de mort accidentelle des larves ou des pupes demeurant excessivement rares.

2° Comportement des Drosophiles sur milieu pauvre. —

Ce milieu est constitué par un fragment de Pomme de terre, taillé en forme de parallépipède et introduit dans un tube renfermant déjà du coton hydrophile imbibé d'eau : le tout est stérilisé à l'autoclave à 120°.

Sur ce milieu le rendement dépend essentiellement de l'état de la surface et, par suite, de la qualité et du mode de préparation de la Pomme de terre. Certaines Pommes de terre, même après stérilisation, restent dures et sèches ; les larves errent alors à la surface du milieu et meurent au bout de quelques jours sans avoir pu se nourrir. Lorsqu'au contraire la surface de la pomme de terre est molle et humide, un certain nombre de larves peuvent pénétrer à l'intérieur de l'aliment, y creuser des galeries et, surtout lorsque les larves sont nombreuses, réduire la Pomme de terre en une sorte de bouillie dont elles se nourrissent. Cette transformation résulte incontestablement du broyage opéré par les larves et de l'action de leurs sucs digestifs. Elle ne provient pas d'une contamination accidentelle par des levures ou des bactéries, car dans chaque cas le milieu fut trouvé stérile après examen.

1^{er} cas. Pomme de terre dure. — *Expérience :* 46 ♀ furent réparties dans dix tubes de pomme de terre où elles furent laissées pendant quatre jours. Le tableau suivant indique pour chaque tube le nombre des larves observées, celui des pupes et des Mouches écloses, ainsi que les temps (exprimés en jours) au bout desquels pupes ou Mouches apparurent.

Numéro des tubes	Nombre de ♀	Nombre de larves	Nombre de pupes	Pupes au bout de	Nombre de mouches	Mouches au bout de
DA 1	15	58	4	19-22 jours	3	24-31 jours
2	5	52	6	20-27	0	»
4	1	8	3	19-24	2	25
5	1	6	0	»	0	»
6	5	29	0	»	0	»
7	8	48	0	»	0	»
8	5	57	10	19-22	3	26-30
9	3	49	0	»	0	»
11	3	26	0	»	0	»
13	3	28	0	»	0	»
		361	23		8	

Sur un total de 361 larves, 23 seulement réussirent donc à se transformer en pupes, et cela au bout d'une durée de 19 à 27 jours, alors que sur les milieux témoins (Levure) les pupes sont formées au bout de six à sept jours. Parmi ces pupes un certain nombre étaient d'ailleurs mal formées, arquées ou déprimées. Toutes étaient petites, quelques-unes n'étaient autre chose que des larves, dont la peau s'était desséchée et avait jauni, sans qu'elles aient revêtu la forme caractéristique du puparium.

Parmi ces 23 pupes, huit seulement réussirent à évoluer jusqu'à la Mouche adulte. La métamorphose, dans les quelques cas où elle put s'effectuer, dura de cinq à huit jours, c'est-à-dire fut généralement moins rapide que celle des témoins. Les Mouches naquirent au bout de 24 à 31 jours au lieu de 11 à 12.

2° *Pomme de terre molle*. — *Expérience* : 35 ♀ furent transportées dans autant de tubes de Pommes de terre où elles restèrent quatre jours. Les larves réussirent à pénétrer dans la Pomme de terre qu'elles creusèrent de galeries et dont elles se nourrirent. Sur environ 700 larves, 549 se transformèrent en pupes au bout de 15 à 25 jours et 121 pupes donnèrent naissance à des Mouches en 20 à 30 jours. Il y eut donc une mortalité encore considérable des larves et des pupes, mais le pourcentage des individus atteignant l'état adulte fut beaucoup plus élevé que dans le cas précédent. La durée du développement resta cependant très augmentée par rapport à celle des témoins. Dans ces conditions de mauvaise nutrition, il existe, ainsi que je l'ai déjà

noté à propos des divers milieux nutritifs artificiels, des différences considérables entre les divers individus.

Tandis qu'un nombre plus ou moins élevé de larves, se trouvant par hasard dans des parties sèches et dures, ne se nourrissent qu'à peine et n'accumulent aucune réserve dans leur tissu adipeux, d'autres se trouvant dans une région plus molle de la Pomme de terre (par exemple au voisinage du coton imbibé d'eau) peuvent facilement pénétrer à l'intérieur, s'y nourrir, grossir et accumuler des substances de réserve. Des larves restées maigres pendant plusieurs jours, mais amenées, au hasard de leurs pérégrinations, dans les parties de la Pomme de terre déjà creusées ou digérées, réussissent, bien qu'avec un retard marqué sur leurs devancières, à se nourrir à leur tour. On observe dans le même tube des larves de toutes les tailles, des individus maigres et sans réserves, d'autres gras et pourvus de réserves assez abondantes. Les premiers meurent plus ou moins précocement, les autres sont susceptibles, selon les circonstances, de se transformer en pupes d'une façon plus ou moins rapide. Certaines larves persistent sous cet état pendant une durée parfois considérable ; j'ai ainsi constaté la présence de larves vivantes, au bout de 41, 52, 56, 67 et même 72 jours.

Les pupes provenant des larves très pauvres en inclusions adipeuses ne tardent pas à se dessécher puis à mourir ; les cellules imaginales commencent bien à se multiplier, mais cette multiplication s'arrête bientôt, faute d'être alimentée par les réserves nécessaires. Lorsque les réserves sont plus abondantes, la métamorphose aboutit à la formation d'une nymphe, mais celle-ci meurt souvent à un stade plus ou moins précoce (nymphe à yeux non encore colorés, à yeux jaune orange, à yeux rouges) suivant l'intensité des réserves. Enfin une plus grande richesse en réserves permet à la métamorphose de continuer jusqu'à l'éclosion de la Mouche.

Les Mouches nées dans ces conditions sont toujours petites par rapport aux témoins et ne mesurent souvent que la moitié de la taille ordinaire (Mouches naines). Beaucoup présentent diverses malformations d'ailleurs non héréditaires (œil incomplet d'un côté, ailes atrophiées ou ballonnées, pattes déviées et parfois repliées sur le dos, abdomen dévié d'un côté par raccourcissement d'une des parois latérales, etc.). L'abdomen de ces

Mouches, même lorsqu'il est de forme normale, paraît généralement rempli seulement par une grosse goutte d'un liquide transparent. Dans d'autres cas, il est ratatiné et paraît presque vide (fig. 3, pl. III).

Quelques-unes de ces Mouches sont assez vigoureuses ; d'autres au contraire sont faibles, se traînent difficilement sur leurs pattes. Beaucoup meurent dès les premières heures, sans avoir pu étaler leurs ailes ou même restent emprisonnées dans le puparium.

Il est bien évident que les mauvaises conditions de nutrition larvaire qui retentissent si fortement sur la rapidité du développement, sur la vigueur des organismes arrivés à l'état adulte ne sont pas sans modifier beaucoup aussi le degré de maturité génitale que présentent les Mouches au moment de l'éclosion.

Influence des conditions de nutrition des larves sur le développement des glandes génitales

Lorsque des larves, élevées dans de bonnes conditions, arrivent au terme de leur croissance, les ébauches génitales qu'elles renferment constituent deux masses arrondies, situées dans le tiers postérieur du corps et rattachées aux deux principales bandes longitudinales de tissu adipeux (fig. 4, pl. IV).

Ces ébauches génitales sont formées de grosses cellules polygonales, généralement disposées en files, dont le noyau très volumineux renferme un gros nucléole et un réseau assez lâche de chromatine. A l'un des pôles se trouvent les cellules mères, petites, souvent mal individualisées, dont dérivent les précédentes. Les cellules les plus grosses se trouvent au pôle opposé.

C'est à ce stade que sont encore les ébauches génitales, au début de la métamorphose, tant que la pupa est blanche. Elles ne tardent pas à être le siège d'une intense prolifération qui aboutit à la formation des gaines ovariques ou testiculaires. Les Mouches étant mûres génitalement à l'éclosion, il est facile de suivre, sur des coupes de pupes de divers âges, toute la série des processus de différenciation des glandes génitales (fig. 3, pl. IV).

C'est ainsi que l'on voit se former, dans les gaines ovariques, de petits amas cellulaires comprenant des cellules à noyaux

volumineux et à protoplasma granuleux qu'entourent, en une assise plus ou moins régulièrement ordonnée, des cellules épithéliales beaucoup plus petites. Ces follicules ovariens sont disposés le long de la gaine ovarique, à la façon des grains d'un chapelet, les plus gros se trouvant les plus éloignés de l'extrémité aveugle, centre de prolifération (fig. 1, pl. IV).

Dans la suite, les grosses cellules de chaque follicule augmentent considérablement de volume; elles se chargent de substances de réserve et leur noyau devient énorme. En même temps, les cellules épithéliales s'étalent autour de l'amas des grosses cellules, en une couche régulière et continue (fig. 5, pl. III).

A un stade plus avancé, on constate que l'une des cellules centrales, plus grosse que les précédentes, reste seule entourée par les cellules folliculaires : c'est celle qui deviendra l'ovule (fig. 2, pl. IV). Les autres cellules, *cellules vitellogènes*, continuent à grossir et à accumuler des réserves. Mais elles sont finalement absorbées par l'ovule et leurs réserves servent à l'élaboration du vitellus nutritif.

Sur une coupe d'une nymphe prête à éclore, on peut trouver ainsi, dans les gaines ovariques, tous les stades de l'ovogénèse, avec, en plus, un certain nombre d'ovules entièrement développés (jusqu'à 40) et prêts à être pondus (fig. 2, pl. III).

Telles sont, brièvement résumées, les principales phases de l'ovogénèse que l'on observe normalement au cours de la métamorphose et qui continuent à se dérouler pendant toute la vie des imagos. Lorsque les larves se trouvent dans des conditions défectueuses de nutrition, la croissance des ébauches génitales est, par contre, beaucoup plus lente, au point que les imagos naissent avec des ovaires ne renfermant aucun ovule entièrement différencié, mais seulement quelques follicules à des stades plus ou moins avancés.

C'est ainsi que les larves, élevées sur des milieux nutritifs artificiels ne leur permettant pas d'élaborer les réserves adipeuses nécessaires, présentent des ébauches génitales qui restent extrêmement petites pendant toute la vie larvaire. C'est ce que l'on constate sur des larves nourries avec la peptone seule (fig. 1, pl. II) ou la peptone additionnée d'hydrates de carbone. Lorsqu'au contraire, le milieu renferme de l'autolysat de Levure (fig. 10, pl. II), ou, ce qui est mieux, de l'autolysat et de la lécithine, les ébau-

ches génitales se développent normalement en même temps que le tissu adipeux devient le lieu de dépôt d'abondantes substances de réserve.

Sur les milieux naturels, peu nutritifs, tels que la Pomme de terre, les glandes génitales présentent, de même que le tissu adipeux, un développement très inférieur à celui des témoins élevés sur Levure. Même chez les larves les plus favorisées, les ébauches génitales restent petites, ne mesurant guère, au moment de la pupaison, que le tiers ou le quart des dimensions normales (fig. 5, pl. IV). Pendant la métamorphose, la différenciation des tubes ovariens se fait, mais les processus d'ovogenèse s'arrêtent à des stades parfois très précoces. Aussi les femelles naissent-elles en général sans renfermer un seul œuf prêt à être pondu ; bien souvent, l'ovaire ne contient que quelques rares follicules ovariens, à des stades plus ou moins avancés (fig. 3, pl. II). L'abdomen de ces femelles est souvent ratatiné. Il ne contient que de rares cellules adipeuses. On observe, en ce qui concerne la spermatogenèse, des phénomènes de même ordre, bien que généralement moins marqués.

Il existe un parallélisme complet entre le degré de développement des glandes génitales et l'amplitude des réserves accumulées dans le tissu adipeux. Il en résulte que toute nutrition insuffisante exerce une influence considérable sur le développement des glandes sexuelles et par suite sur l'apparition de la maturité génitale des adultes. Les conditions de nutrition doivent donc retentir nécessairement aussi sur la fécondité apparente des imagos.

Expériences montrant l'influence de la nutrition des larves ou des adultes sur la fécondité

Expérience A. 1^{re} partie. — 46 femelles, sœurs, nées en élevages aseptiques sur Levure, dans le même bocal, âgées de 4 jours, fécondées et ayant déjà pondu pendant au moins 48 heures sur Levure, sont réparties dans 10 tubes de Pomme de terre où elles sont laissées pendant 4 jours.

Ces femelles sont ensuite transportées individuellement dans autant de tubes de Levure où on les laisse 48 heures.

Après un nouveau passage de 4 jours sur Pomme de terre et un passage ultérieur de 5 jours sur Levure, les femelles sont enfin

transportées pour la troisième fois sur Pomme de terre où elles sont laissées pendant 6 jours, puis elles sont fixées en vue de l'étude histologique de leurs ovaires et de leurs réceptacles séminaux.

Le tableau suivant (p. 294) représente les pontes de ces diverses femelles, dans les différents milieux où elles ont successivement vécu.

La ponte moyenne par jour qui était de 20 à 25 œufs avant l'expérience, dans les conditions normales (sur levure), s'abaisse à 3,23 pendant les 4 jours du premier passage sur Pomme de terre, ce qui est dû non seulement à un retentissement direct de la mauvaise nutrition, mais aussi, ainsi que cela a été observé directement, à une suppression de la ponte par inhibition, pendant les premières heures, sous l'influence du changement de milieu.

Le défaut de nutrition lors de ce premier passage sur Pomme de terre continue à se faire sentir pendant les 2 jours suivants, bien que les Mouches aient été remises sur Levure, puisque la ponte ne dépasse pas la moyenne quotidienne de 14,23.

Au cours du deuxième passage sur Pomme de terre, la ponte est d'abord arrêtée (inhibition), puis assez abondante sous l'influence des bonnes conditions antécédentes, enfin très réduite si bien que pour les 4 jours que dure ce passage la moyenne quotidienne n'est que de 4,18.

Le fait d'avoir passé 8 jours sur 10 dans des conditions de mauvaise nutrition a ainsi déterminé un ralentissement dans les processus d'ovogenèse et un épuisement des réserves dont disposaient les organismes. Aussi, lorsque les femelles sont à nouveau laissées 5 jours sur Levure, la ponte reste presque nulle pendant les premiers jours et la production quotidienne moyenne n'est pas supérieure à 4,82.

Enfin le dernier passage sur Pomme de terre entraîne une diminution énorme de la ponte et pour certaines femelles une cessation complète de cette fonction. La moyenne est inférieure à 1 œuf par jour et par femelle.

Cette première partie de l'expérience montre nettement l'influence de la nourriture de l'adulte sur la ponte, c'est-à-dire sur la fécondité et secondairement sur la fertilité. La deuxième partie rend manifeste l'influence des conditions de nutrition des larves sur la capacité de reproduction des imagos.

Numéros des ♀	1 ^{er} passage	1 ^{er} passage	2 ^e passage	2 ^e passage	3 ^e passage
	sur pomme de terre (4 jours)	sur levure (2 jours)	sur pomme de terre (4 jours)	sur levure (5 jours)	sur pomme de terre (6 jours)
DA 69		33	7	10	0
70		21	25	26	15
71	68	52	14	21	0
72		27	19	5	♀ morte
73		20	28	23	0
74		22	5	31	7
76		29	21	23	15
77		43	0	6	0
78	87	31	9	♀ morte	»
79		27	3	1	12
80		38	23	15	2
81		22	36	0	♀ morte
82		25	21	6	♀ morte
83	33	29	32	42	10
84		26	18	3	♀ morte
85		18	27	44	0
86		20	17	4	9
87		31	20	♀ morte	»
88	53	23	5	10	0
89		32	42	34	1
90		23	38	♀ morte	»
91		27	26	43	1
92		25	9	12	3
93	95	37	7	47	4
94		22	24	31	7
95		29	8	35	6
96		34	15	32	3
97	48	41	29	38	1
98		38	19	21	10
99		23	23	8	0
100	37	29	13	42	3
101		26	6	41	10
102		31	21	6	4
103	32	22	34	53	♀ morte
104		20	22	59	0
Total .	453	996	666	772	123
Ponte moyenne par jour .	3,23	14,23	4,18	4,82	0,75

Expérience A. 2^e partie. — Les Mouches filles des ♀ pon-

deuses précédemment étudiées naquirent soit sur Levure, soit sur Pomme de terre. Les premières ont été bien nourries pendant leur vie larvaire, les secondes ont eu une nourriture très restreinte. Il est intéressant de comparer le comportement de ces deux catégories de Mouches, au point de vue de leur fécondité.

1° *Mouches nées sur Levure.* — Dans tous les tubes à Levure les Mouches furent retirées tous les deux jours à partir des premières éclosions, c'est-à-dire qu'aucune d'elles ne resta plus de 48 heures dans le tube où elle était née. Malgré cela, dans tous ces tubes, on constata l'existence d'une seconde génération abondante, ce qui prouve que les Mouches s'étaient très rapidement accouplées et avaient de très bonne heure pondu des œufs fécondés.

Ces organismes, aussi bien les mâles que les femelles, étaient donc mûrs génitalement dès l'éclosion.

2° *Mouches nées sur Pomme de terre.* — Les Mouches nées sur Pomme de terre furent divisées en quatre catégories : les unes furent réparties par couples, sur Pomme de terre, les autres par couples sur Levure ; d'autres femelles furent placées isolément alors qu'elles étaient encore vierges ⁽¹⁾ sur les mêmes milieux, Pomme de terre ou Levure.

a. *Couples sur levure.* — Laissées pendant 48 heures sur Pomme de terre dans le tube où elles sont nées, les ♀ de 5 couples n'y pondirent aucun œuf. Transportées ensuite sur Levure, elles restèrent encore 1 à 2 jours sans pondre (en tout 3 à 4 jours). Au bout de ce temps, sous l'influence de la bonne nourriture mise à leur disposition, ces Mouches devinrent plus vigoureuses, leurs abdomens augmentèrent de volume et la maturité génitale fut achevée.

La ponte commença avec une intensité de moins de 10 œufs par jour pendant le premier ou les deux premiers jours, puis s'accéléra graduellement et atteignit en peu de temps le taux normal c'est-à-dire celui présenté par les mouches nées sur levure et placées dans les mêmes conditions.

Le retard résultant de la mauvaise nutrition larvaire est donc manifeste, mais il se trouve assez rapidement annihilé lorsque l'adulte vient à être placé sur un bon milieu nutritif.

(1) L'accouplement n'ayant pas lieu avant les 12 premières heures qui suivent l'éclosion, il suffit de retirer les femelles du tube où elles sont nées, toutes les 6 heures, et de les isoler aussitôt pour être certain qu'elles sont vierges.

b. Couples sur Pomme de terre. — 20 couples nés sur Pomme de terre furent à leur tour placés dans autant de tubes neufs, de même constitution. Dans ces conditions la maturité génitale déjà très en retard ne put progresser que fort lentement.

Le tableau suivant indique le temps pendant lequel les diverses ♀ sont restées sans pondre, ainsi que le nombre d'œufs pondus pendant les jours écoulés depuis le début de la ponte jusqu'à la fin de l'observation. En même temps il a été tenu compte du nombre des œufs non fécondés, de celui des œufs fécondés ayant donné naissance à des larves, enfin de celui des œufs fécondés qui avortent au cours du développement embryonnaire.

Bien que dans presque tous les cas l'accouplement ait été constaté, sur un total de 215 œufs pondus, 41 seulement donnèrent naissance à des larves. Encore faut-il remarquer que 30 de ces dernières provinrent d'une même femelle née sans doute dans des conditions de nutrition exceptionnellement favorables. 79 œufs fécondés ne purent arriver au terme du développement embryonnaire et brunirent. Enfin 95 œufs restèrent blancs, sans

Numéro des couples	Nombre de jours avant le début de la ponte	Nombre d'œufs			Durée de la ponte
		Pondus	Avortés	Féconds	
269	4	0			♀ fixée le 4 ^e jour.
276	5	0			» 5 ^e »
288	6	0			» 6 ^e »
281	8	0			» 8 ^e »
300	13	0			» 13 ^e »
291	9	0			» 9 ^e »
297	6	9	2	0	en 8 jours de ponte.
290	5	45	15	30	» 12 »
312	8	8	2	2	» 14 »
282	5	20	5	0	» 24 »
301	6	14	4	0	» 25 »
305	11	5	2	0	» 32 »
289	6	40	20	2	» 26 »
315	6	22	12	1	» 19 »
307	7	8	0	0	» 23 »
309	6	13	10	0	» 15 »
303	5	15	3	2	» 20 »
252	5	5	0	3	» 17 »
253	8	4	0	0	» 11 »
260	6	7	4	3	» 35 »

montrer aucun développement apparent. Ils n'étaient vraisemblablement pas fécondés.

On voit que la ponte ne commença que très tardivement, en moyenne le sixième ou septième jour, parfois beaucoup plus tard et qu'en tout cas l'intensité de cette ponte resta toujours faible.

Les conditions de mauvaise nutrition retentissent non seulement sur le nombre des œufs pondus et la précocité de la maturité génitale, mais aussi sur la constitution des gamètes eux-mêmes. C'est ce que montrent les nombreux cas dans lesquels la fécondation n'a pas été effectuée ou n'a été réalisée que pour un nombre d'œufs très limité, ou enfin n'a déterminé qu'un début de développement, les embryons étant morts d'une façon précoce. Il y a là des indications utiles en ce qui concerne l'influence des conditions extérieures sur la fertilité.

c. ♀ *vierges sur Levure*. — 6 ♀, nées sur Pomme de terre, sont retirées du tube où elles sont écloses au bout de 2 à 6 heures, de façon à être certain qu'elles n'ont pu être fécondées. Elles sont réparties en autant de tubes de levure.

Le début de la ponte de ces femelles vierges et son intensité sont consignés dans le tableau suivant :

Numéro des tubes	Nombre de jours écoulés avant le début de la ponte	Nombre d'œufs pondus	Durée de la ponte
298	3	280	en 20 jours.
293	8	1	» 11 jours ⁽¹⁾ .
295	4	428	» 29 jours.
324	4	72	» 11 jours.
286	3	48	» 8 jours.
334	1	127	» 14 jours.

(1) La ♀ de 293 a un abdomen extrêmement petit, ratatiné et difforme.

D'une façon générale la ponte commença d'assez bonne heure, sous l'influence de la bonne nourriture, d'abord très réduite, puis de plus en plus intense, avec des périodes d'arrêts sur la signification desquelles je reviendrai.

d. ♀ *vierges sur Pomme de terre*. — 14 ♀, nées sur Pomme

de terre furent retirées précocement comme les précédentes des tubes où elles étaient écloses et réparties dans autant de tubes de pomme de terre.

Les résultats de cet essai se trouvent consignés dans le tableau suivant :

Numéro des tubes	Nombre de jours écoulés avant le début de la ponte	Nombre d'œufs pondus	Jours de ponte
292	4	0	♀ fixée le 4 ^e jour.
285 (3 ♀)	12	0	♀ fixées le 12 ^e jour.
254	11	0	♀ fixée le 11 ^e jour.
256	7	0	♀ fixée le 7 ^e jour.
311	15	25	en 26 jours de ponte.
317 (3 ♀)	6	30	» 20 »
304	5	9	» 37 »
313	13	7	» 27 »
306	15	5	» 24 »
333	9	60	» 25 »

L'examen de ce tableau montre que la ponte survint très tardivement au bout de 7, 10, 14, 16 jours. Cette ponte fut peu abondante et cessa souvent de très bonne heure. Ainsi les 9 œufs pondus par la ♀ de 304 l'étaient déjà le neuvième jour de la ponte. Celle-ci fut entièrement suspendue jusqu'au quarante-sixième jour, date à laquelle cessa l'observation. De même la ♀ de 313 pondit ses 7 œufs le quatorzième jour, puis la ponte s'arrêta. Parfois la ponte dura plus longtemps mais chaque œuf fut séparé du suivant par un intervalle considérable : on nota, en 306, 3 œufs au bout de 2 jours de ponte, un quatrième œuf fut pondu le dix-neuvième jour et un cinquième œuf entre le dix-neuvième et le vingt-quatrième jour.

Dans aucun cas la ponte ne fut effectuée sur un rythme supérieur à 1 œuf par jour.

Expérience B. — Cette expérience qui est en quelque sorte la contrepartie de la précédente a consisté à prendre des ♀, nées non plus sur Pomme de terre, mais sur Levure, c'est-à-dire s'étant trouvées dans de bonnes conditions de nutrition pendant leur vie larvaire et à les répartir par couples sur des milieux riches

ou pauvres, constitués par la Levure ou la Pomme de terre. Cette expérience comprend donc deux parties.

1° *Couples sur Levure*. — 10 couples, âgés seulement de 4 à 7 heures, sont transportés dans autant de tubes contenant de la levure. Au moment de leur transport, les Mouches sont encore molles, à tégument peu coloré et à ailes incomplètement déployées. L'accouplement a lieu généralement, ainsi que le montre l'observation directe, entre la quinzième et la vingtième heure.

Le tableau suivant indique le moment auquel la ponte commence et le nombre d'œufs pondus pendant les trois premiers jours.

Numéro des tubes	Heure à laquelle la ponte commence	Nombre d'œufs pondus	Durée de la ponte
463	entre 35 ^e et 48 ^e	41	en 48 heures de ponte.
464	» 26 ^e et 37 ^e	68	» 48 »
470	» 22 ^e et 33 ^e	87	» 54 »
471	» 22 ^e et 33 ^e	62	» 54 »
473	» 22 ^e et 33 ^e	65	» 54 »
474	» 33 ^e et 47 ^e	60	» 48 »
475	» 33 ^e et 47 ^e	67	» 48 »
476	» 33 ^e et 47 ^e	46	» 48 »
478	» 22 ^e et 33 ^e	72	» 54 »
479	» 22 ^e et 33 ^e	55	» 54 »

Dans tous ces cas, la ponte commence au bout d'un temps inférieur à 48 heures après l'éclosion. Elle est dès le début très intense, constituée par l'émission de plus de 24 œufs par jour, puis se maintient au taux de 1 œuf par heure. Quelques œufs, les premiers pondus, ne sont souvent pas fécondés, mais tous les autres évoluent régulièrement en donnant naissance à des larves. Il n'y a pas d'œufs avortés.

2° *Couples sur Pomme de terre*. — 10 couples âgés de 4 à 6 heures sont de même répartis dans autant de tubes renfermant de la Pomme de terre. Le tableau suivant indique le début et l'intensité de la ponte* (p. 300).

Comme on le voit, la ponte commence à peu près dans les mêmes délais que lorsque les couples sont placées sur Levure.

Elle est assez intense pendant le premier jour, puis diminue assez rapidement si bien que le taux moyen reste très inférieur à

Numéro des couples	Heure à laquelle la ponte débute	Nombre d'œufs				Durée de la ponte observée
		pondus	avortés	féconds	vierges	
481	entre 24 ^e et 27 ^e heure	25	2	21	2	en 3 jours 1/2 de ponte
482	» 27 ^e et 42 ^e »	22	1	19	2	» 3 jours de ponte.
485 ⁽¹⁾	4 ^e jour	23	0	20	3	» 3 »
493	» 42 ^e et 48 ^e »	27	2	21	4	» 3 »
494	♀ morte collée le 3 ^e jour					
495	entre 31 ^e et 37 ^e heure	24	0	17	7	en 3 jours 1/2 de ponte.
496	» 31 ^e et 37 ^e »	44	0	37	7	» 3 jours 1/2 »
497	» 37 ^e et 55 ^e »	37	1	31	5	» 3 jours 1/2 »
498	» 31 ^e et 37 ^e »	31	0	25	6	» 3 jours 1/2 »
499	» 31 ^e et 37 ^e »	38	0	34	4	» 3 jours 1/2 »

(1) Le ♂ avait les ailes collées et rabattues sur l'abdomen. Cette condition qui rend la copulation impossible explique le retard observé dans le début de la ponte.

celui que l'on note pendant une période correspondante pour les Mouches placées sur Levure. En effet, les 271 œufs pondus par les 9 femelles au cours d'une période de 72 heures environ correspondent à une production moyenne de 10 œufs par femelle et par jour, alors que, sur Levure, la production moyenne est supérieure à 25 œufs.

Quelques œufs avortés apparaissent, seulement parmi les derniers pondus.

Ces deux catégories d'expériences me paraissent montrer d'une façon particulièrement nette l'action des conditions de nutrition, soit des larves, soit des adultes, sur la précocité de la maturité génitale et le nombre des éléments sexuels mûrs, partant sur la fécondité des Mouches. Les modifications observées ne tiennent nullement à une action empêchante spécifique de la nourriture employée. Si, en effet, on a préalablement ensemencé la Pomme de terre devant servir de nourriture avec une culture pure de Levure, ce Champignon se développe abondamment en surface, puis après avoir été entraîné par les larves dans la profondeur de la Pomme de terre, en détermine l'éclatement et la liquéfaction.

Dans ces conditions la nutrition des larves s'effectue à peu près aussi bien et aussi vite que dans le cas d'un élevage aseptique sur Levure stérilisée et les imagos naissent avec une maturité

génitale très avancée et sont d'emblée d'une haute fécondité. La cause des modifications observées réside uniquement dans la pauvreté alimentaire du milieu nutritif utilisé.

D'ailleurs on peut dire d'une façon générale que tout ce qui ralentit la nutrition des larves ou des imagos retentit nécessairement sur la maturité génitale et par suite sur la fécondité.

Si, par exemple, on élève des *Drosophiles* aseptiques sur une dilution très étendue de Levure, le milieu nutritif étant très peu riche en particules alimentaires, le développement se trouve retardé, les larves restent petites, pauvres en tissu adipeux; les pupes sont elles-mêmes de petite taille, ainsi que les Mouches qui en proviennent. Il est alors facile de constater directement que ces Mouches ne pondent pas ou ne pondent que quelques œufs, tant qu'elles restent sur le même milieu, mais qu'elles ne tardent pas à devenir de plus en plus fécondes, si on les transporte dans des tubes contenant de la Levure au taux de dilution usuel.

Pareilles observations ont été faites lorsque j'essayais d'élever des Mouches non aseptiques, avec Levure en culture pure, sur divers milieux artificiels. Selon que le milieu convenait plus ou moins au développement de la Levure, celle-ci se multipliait plus ou moins, c'est-à-dire offrait aux larves une nourriture abondante ou au contraire très pauvre. Dans ce dernier cas, les quelques pupes, qui réussissaient à achever leur métamorphose, donnaient des imagos dont les ovaires ou les testicules étaient très peu développés.

Sur les rares milieux artificiels sans autolysat, où le développement des *Drosophiles* put aboutir à la production de quelques pupes et exceptionnellement donner une ou deux Mouches, celles-ci toujours très petites, peu vigoureuses, ne possédaient que des rudiments de glandes génitales que l'on ne pouvait parfois que très difficilement retrouver sur les coupes. Les milieux sucrés entre autres ont paru, à ce point de vue, exercer une action particulièrement défavorable. Toutes ces Mouches avaient naturellement une fécondité nulle à l'éclosion et ne devenaient fécondes que longtemps après avoir été transportées sur Levure. Encore faut-il noter que, même dans ce cas, la plupart mouraient sans avoir pondu. Dans les cas les plus favorables, la ponte n'atteignit jamais le taux normal et les Mouches moururent précocement

après n'avoir pondu souvent que quelques dizaines d'œufs.

Les *Drosophiles* nées sur des milieux constitués par de la Levure renfermant un taux élevé d'acide acétique (10 p. 100) présentèrent, elles aussi, un retard manifeste dans le développement de leurs glandes génitales, bien que beaucoup moins accentué que dans les cas précédents.

Influence d'autres conditions du milieu sur la fécondité. — Toutes les modifications de la fécondité que je viens de relater sont liées à des variations dans la constitution chimique du milieu nutritif. Divers autres facteurs externes peuvent agir de la même manière.

C'est ainsi que le dessèchement d'un bon milieu nutritif comme la Levure peut exercer sur le développement des larves une influence telle que parfois toutes celles-ci meurent, bien avant d'avoir atteint la taille à laquelle se produit habituellement la métamorphose. Dans les cas de dessiccation moyenne, un grand nombre de larves périssent, mais certaines réussissent à puper et parmi ces dernières quelques-unes évoluent jusqu'à l'imago. Les Mouches ainsi écloses sont toujours très petites, souvent malformées, peu vigoureuses et non mûres génitalement.

Une action analogue s'observe sous l'influence des différents degrés de température auxquels sont faits les élevages. Les Mouches nées vers 12 à 15° ne sont pas aptes à pondre immédiatement, tandis que celles nées à 24° pondent dès le début du deuxième jour et celles nées à 30° encore plus tôt.

Certaines radiations exercent également sur l'ovaire et par suite sur la fécondité des *Drosophiles* une action incontestable. C'est ce que j'ai observé en étudiant l'action des rayons ultra-violet sur ces organismes ⁽¹⁾. Des Mouches soumises à l'action des rayons ultra-violet, pendant une durée de 45 minutes environ, pondirent d'abord des œufs qui se développèrent normalement et à partir du troisième jour des œufs dont la plupart, puis la totalité, avortèrent. Les œufs non avortés donnèrent des Mouches d'aspect normal, mais qui se montrèrent peu fécondes; les descendants de ces dernières Mouches furent peu vigoureux, mélaniques, de plus très peu féconds et absolument infertiles.

(1) *Bullet. Scient. France et Belgique*, 1914.

Influence du milieu sur les facteurs physiologiques de la fécondité

Toutes les variations de fécondité que je viens d'étudier se trouvent en somme liées au degré de développement des glandes génitales, c'est-à-dire sont relatives à ce que l'on pourrait appeler, avec PEARL, le facteur anatomique de la fécondité.

Celle-ci dépend, en outre, de toute une série de mécanismes physiologiques qui interviennent en précipitant, réglant ou suspendant la ponte, même si les ovaires se trouvent à un degré normal de maturité génitale.

Inhibition de la ponte. — D'une façon générale on peut dire que le simple fait de transporter une femelle en train de pondre, du tube où elle se trouvait dans un tube neuf, détermine pendant quelques heures une suspension de la ponte.

Cette suspension est infiniment plus marquée lorsque le transport s'accompagne d'un changement dans la nature chimique ou l'état physique du milieu. C'est ainsi que si on transporte une femelle en train de pondre sur Levure, dans un tube neuf renfermant de la Pomme de terre ou de la Carotte, ou un milieu artificiel ne contenant ni extrait de Levure, ni lécithine, la ponte s'arrête pendant quelques heures, parfois pendant quelques jours. Dans certains cas, j'ai même observé des femelles qui, à la suite d'un semblable changement de milieu, ont cessé définitivement de pondre et sont mortes au bout d'un temps variable (dix, quinze, vingt-cinq jours) avec des abdomens énormes, gonflés d'œufs.

Dans certains cas la femelle se trouve ainsi amenée à retenir l'œuf déjà fécondé qu'elle était sur le point de déposer. Cet œuf continue à se développer sur place si bien qu'au bout de 36 à 48 heures c'est une larve qui sort de l'abdomen maternel.

Lorsque des femelles en train de pondre sur Levure sont transportées sur Pomme de terre et y sont laissées 36 heures par exemple, l'arrêt de la ponte par inhibition peut être suffisamment prolongé pour qu'aucun œuf ne soit déposé sur le nouveau milieu. Quand on ramène ces femelles sur Levure, on constate, parfois moins d'une heure après leur introduction dans le tube, la pré-

sence de jeunes larves qui ne peuvent provenir que des abdomens maternels.

Un semblable passage à une viviparité accidentelle, sous l'influence de conditions analogues, a été observé pour d'autres Mouches telles que *Calliphora vomitaria* (TH. VON SIEBOLD) (1).

Une autre cause de rétention immédiate des œufs par des femelles en train de pondre est constituée par le passage d'un milieu humide sur un milieu sec ou par un changement brusque de température. C'est ainsi que si l'on transporte des Mouches de la température de 20° ou 25° à la température de 30° ou 35°, la ponte cesse immédiatement. D'ailleurs la température de 35° étant à la limite de la température compatible avec la vie des mouches, les *Drosophiles* laissées à cette température meurent en deux à quatre jours sans pondre.

Le passage inverse d'une température de 20 à 24° à une température plus basse (12°, 10° ou au-dessous) détermine également une cessation immédiate et parfois très prolongée de la ponte.

Actions stimulatrices. — On peut dire d'une manière générale que les actions inverses de celles dont je viens de parler stimulent au contraire la ponte. Le passage d'un milieu sec sur un milieu humide, d'un milieu pauvre sur un milieu riche (Levure) ou contenant certaines substances (lécithine, extrait de Levure), le transport graduel d'une température douce à une température plus élevée sont autant de conditions qui précipitent la ponte et font cesser les actions inhibitrices qui pouvaient exister auparavant.

L'accouplement et le déterminisme de la ponte. — Une des plus intéressantes, parmi ces actions stimulatrices, est celle qui résulte de la présence du mâle et du fait de l'accouplement.

Déjà nous avons vu, au cours de l'expérience A, que le comportement des ♀ nées sur Pomme de terre était bien différent, pour un même milieu nutritif, selon qu'elles étaient accouplées ou vierges. Alors que sur Levure, les ♀ accouplées pondaient au bout de trois à quatre jours, avec une intensité qui augmentait graduellement, la ponte des ♀ vierges, laissées également sur levure commençait généralement un peu plus tard et ne continuait que sous forme de décharges successives séparées par des périodes d'arrêt.

(1) Ueber die viviparen Musciden; *Tröriep's neue Notzigen*, t. 3, 1838.

Voici une expérience qui fera mieux saisir encore l'importance qu'il convient d'attribuer à l'accouplement dans le déterminisme de la ponte.

Expérience. — 40 ♀ aseptiques sœurs, nées sur Levure, sont réparties dans 40 tubes de la façon suivante :

- 10 ♀ accouplées sur Levure.
- 10 ♀ accouplées sur Pomme de terre.
- 10 ♀ vierges sur Levure.
- 10 ♀ vierges sur Pomme de terre.

Les résultats des 20 couples ont été précédemment rapportés (expérience B, page 298); ils constituent les essais témoins. Voyons comment se sont comportées comparativement les femelles vierges isolées.

A. *Vierges sur Levure.* — Tandis que les femelles accouplées, transportées sur Levure, pondent toutes au bout de moins de 48 heures et à raison de 20 à 25 œufs par jour, les femelles vierges ne commencent à pondre dans les mêmes conditions qu'au bout de plusieurs jours. On constate d'ailleurs à ce point de vue de grandes différences individuelles. Ces femelles vierges, qui ne pondent que tardivement, sont cependant parfaitement mûres génitalement, leurs abdomens sont volumineux et la bonne nourriture dont elles disposent tend à accélérer l'ovogénèse. Aussi le retard constaté dans l'établissement de la ponte ne peut-il provenir que d'une action inhibitrice causée par l'absence d'accouplement. La preuve en est que l'introduction d'un mâle au bout de quelques jours détermine une ponte immédiate.

Le tableau suivant (p. 306) indique au bout de combien de temps la ponte commença et quelle fut dans la suite son intensité.

La ponte présente donc, par rapport à celle des ♀ accouplées, un retard souvent considérable variant de 2 à 11 jours. Par contre, dans deux cas, l'introduction d'un ♂ fut suivie d'une ponte immédiate (moins d'une heure après) de la part de ♀ qui étaient restées 5 à 6 jours sans pondre.

Dans d'autres expériences, certaines femelles restèrent jusqu'à 15 et 20 jours sans déposer un seul œuf; ces femelles présentaient d'ailleurs un abdomen énorme, absolument distendu par les œufs (fig. 1, pl. III). Or, même si à ce moment on introduit un ou plusieurs mâles, il arrive que ces femelles meurent sans pondre un seul œuf. On pourrait penser qu'il s'agit là de femel-

Numéro des ♀	Nombre de jours écoulés avant le début de la ponte	Nombre d'œufs pondus	Durée de la ponte
460	13	407	en 43 jours de ponte.
462	4	220	» 19 »
465	4	53	» 6 »
466	8	206	» 16 »
477	11	29	» 16 »
461	+ 6	1 ♂ introduit	le 6 ^e jour : ponte le jour même.
467	+ 5	1 ♂ introduit	le 5 ^e jour : ponte le jour même.
468	+ 9	la ♀ meurt	le 9 ^e jour sans avoir pondu.
469	+ 4	la ♀ meurt	le 4 ^e jour accidentellement.
472	+ 12	la ♀ est fixée	le 12 ^e jour : abdomen énorme.

les présentant quelque anomalie des voies génitales rendant la ponte impossible. Cela peut exister, mais j'ai observé le même phénomène sur des femelles qui avaient précédemment pondu, puis qui avaient cessé d'émettre des œufs à la suite d'un changement de milieu. Aussi serais-je plutôt porté à penser que l'abondance des œufs, causée par la rétention-réflexe, peut dans certains cas amener, par compression, une obstruction complète des voies que l'œuf doit parcourir et rendre ainsi la ponte absolument impossible (Cf. Expériences de HYDE, p. 272).

L'intensité de la ponte des femelles vierges est modifiée elle aussi et se trouve nettement inférieure à celle des femelles accouplées. C'est ainsi que les 5 femelles produisirent en tout 815 œufs pour un total de 100 jours de ponte, ce qui représente une ponte moyenne de 1,5 par ♀ et par jour au lieu de 20 à 25.

Cette ponte n'est d'ailleurs pas continue, mais se produit sous forme de décharges séparées par des périodes d'arrêt. Ainsi la ♀ 465, après avoir pondu ses 7 premiers œufs au cours de la quatrième journée, cessa de pondre pendant 3 jours, elle pondit 30 œufs du huitième au neuvième jour; 15 du neuvième au dixième, puis la ponte cessa à nouveau. De même la ♀ 477 pondit ses premiers œufs (4) le onzième jour, puis, bien qu'ayant un abdomen énorme, ne pondit plus rien jusqu'au vingtième jour. A ce moment elle pondit 9 œufs du vingtième au vingt-et-unième jour, 5 œufs du vingt-et-unième au vingt-deuxième; la ponte

cessa du vingt-deuxième au vingt-cinquième jour, enfin le vingt-sixième jour on nota une nouvelle décharge de 11 œufs.

Au bout de 12 à 15 jours, la ponte finit généralement par s'installer d'une façon régulière et les actions inhibitrices du début cessent.

Dans tous les cas, tels que 461, 467 où l'on introduisit 1 ♂ au bout de quelques jours, la ponte survint presque immédiatement et continua dès lors régulièrement et sans arrêts.

B. *Vierges sur Pomme de terre.* — La pauvreté du milieu nutritif offert aux Mouches adultes permet de mieux saisir encore les différences tenant à la présence ou à l'absence du mâle.

Le tableau suivant résume les principaux résultats de cette série.

Numéro des tubes	Nombre de jours écoulés avant le début de la ponte	Nombre d'œufs	Durée de la ponte
480	20	50	en 38 jours de ponte.
483	8	18	» 18 »
484	13	11	» 13 »
486	13	28	» 13 »
487	5	14	» 20 »
488	+ 21	la ♀ meurt	le 21 ^e jour sans avoir pondu.
489	11	25	en 14 jours de ponte.
490	12	22	» 14 »
491	11	14	» 15 »
492	9	4	» 17 »

Tandis que les ♀ accouplées, transportées sur Pomme de terre, commencent toutes à pondre en moins de 48 heures, les ♀ de même origine transportées sur le même milieu, mais vierges, ne pondent qu'au bout d'un temps variant de 6 à 21 jours. La ponte est elle-même très réduite. Les 9 ♀, en 187 jours, ont pondu un total de 186 œufs, soit une ponte moyenne de 1 œuf par ♀ tous les 9 jours.

Cette ponte, d'ailleurs, se présente comme la précédente sous forme de décharges alternant avec des périodes d'arrêt. Par exemple la ♀ 483 pond son premier œuf le neuvième jour, puis cesse de pondre jusqu'au treizième. A ce moment elle pond encore un œuf et s'arrête jusqu'au dix-neuvième jour. Le dix-neuvième

jour, ponte de 3 œufs, nouvel arrêt, puis du vingt-cinquième au vingt-sixième jour, ponte de 13 œufs. De même la ♀ 491 pond un œuf le douzième jour, cesse de pondre jusqu'au dix-septième. A ce moment elle dépose 8 œufs du dix-septième au dix-huitième jour, et 5 œufs du vingtième au vingt-et-unième jour. La ponte cesse encore une fois jusqu'au vingt-sixième jour, où elle reprend faiblement, 3 œufs étant pondus du vingt-sixième au vingt-neuvième jour.

Voici les résultats, au point de vue du début d'apparition de la ponte, d'une autre expérience où des ♀ vierges nées sur levure furent également transportées sur Pomme de terre.

Numéro des ♀	Jour où la ponte commence
1373 (5 ♀)	14 ^e jour.
1384 (1 ♀)	4 ^e »
1385 (1 ♀)	8 ^e »
1386 (1 ♀)	8 ^e »
1390 (1 ♀)	3 ^e »
1372 (6 ♀)	12 ^e »
1422 (1 ♀)	18 ^e »
1438 »	ponte nulle après 10 jours.
1480 »	» 18 »
1460 »	» 8 »
1463 (3 ♀)	ponte commence le 6 ^e jour.
1465 (5 ♀)	» 16 ^e »
1573 (5 ♀)	» 10 ^e »
1603 (1 ♀)	» 15 ^e »
1633 »	pas de ponte après 20 jours.
1634 »	ponte commence le 8 ^e jour.
1635 »	pas de ponte après 11 jours.
1670 »	» 10 »

Contre épreuve. — Dans 12 tubes renfermant, depuis quelques jours, 12 femelles vierges n'ayant pas encore pondu, on introduit un mâle. Le tableau suivant indique les résultats correspondants (p. 309).

La comparaison des résultats, consignés dans les deux tableaux précédents, permet de saisir nettement la relation de causalité existant entre la présence du mâle et l'installation de la ponte.

La rapidité avec laquelle la ponte se produit après l'introduc-

Numéros des ♀	Nombre de jours sans ponte	♂ introduit le	Ponte constatée le
1396	6 jours	6 ^e jour	6 ^e jour
1398	6 »	6 ^e »	7 ^e »
1404	10 »	10 ^e »	10 ^e »
1405	10 »	11 ^e »	12 ^e »
1367	10 »	10 ^e (*) »	pas de ponte
1368	6 »	6 ^e »	6 ^e »
1481	6 »	6 ^e »	6 ^e »
1395	6 »	6 ^e »	6 ^e »
1527 A	9 »	9 ^e »	9 ^e »
1527 B	9 »	9 ^e »	10 ^e »
1601	5 »	5 ^e »	5 ^e »
1602	6 »	6 ^e »	10 ^e »

(*) Le mâle a les ailes collées sur le dos, ce qui rend l'accouplement impossible.

tion du mâle incite à penser que les premières tentatives de coït suffisent à lever la rétention inhibitrice. La présence seule du mâle est inefficace, car lorsque celui-ci ne cherche pas à s'accoupler, ou se trouve dans l'impossibilité de le faire (ailes collées sur le dos par exemple), la ponte ne se produit pas. D'autre part une simple tentative de coït amène le résultat envisagé, puisque les premiers œufs pondus par les femelles ne sont généralement pas fécondés.

La présence de spermatozoïdes dans les réceptacles séminaux exerce également sur le mécanisme de la ponte une certaine influence ainsi qu'en témoigne l'observation suivante :

Un seul accouplement ne permet pas l'emmagasinement dans les réceptacles séminaux de la femelle d'une provision de spermatozoïdes suffisante pour féconder tous les œufs que celle-ci pourra pondre. Au bout de 15, 20 ou 30 jours, suivant les cas, un nouvel accouplement devient nécessaire. Or, quand on recueille, jour par jour, la ponte de femelles ayant été accouplées une première fois, puis séparées du mâle, on constate que cette ponte se poursuit régulièrement pendant 20, 30 jours, parfois plus, constituée par des œufs féconds, puis s'arrête brusquement. Lorsque cet arrêt ne provient pas de quelque changement dans les conditions extérieures, il est le signal de l'épuisement de la provision de spermatozoïdes. En effet, au bout d'un temps parfois très

long, la ponte reprend, mais elle est alors constituée uniquement par des œufs vierges. Si au contraire on introduit un mâle le jour même où la ponte cesse ou le lendemain, un nouvel accouplement a lieu et la femelle recommence aussitôt à pondre des œufs fécondés.

Les expériences et observations que je viens de rapporter n'ont certes pas épuisé la liste des facteurs externes qui entrent en jeu dans le déterminisme de la fécondité apparente des *Drosophiles*. Elles suffisent cependant à établir que celle-ci dépend de deux ordres, au moins, de conditions du milieu.

Les unes exercent des actions à longue échéance en faisant varier, par les modifications qu'elles introduisent dans la nutrition générale, le degré de développement que présentent à un moment donné les glandes génitales. Les autres agissent d'une façon très rapide, soit en provoquant la ponte, par le jeu de mécanismes réflexes, soit en inhibant, par un processus analogue, l'expulsion des œufs.

On peut en se basant sur ces faits, affirmer que *la fécondité de plusieurs femelles, considérée en tant que propriété héréditaire, ne pourra être utilement comparée que si celles-ci ont été placées, non seulement pendant leur vie adulte mais aussi pendant leur vie larvaire et nymphale, dans des conditions rigoureusement identiques et aussi voisines que possible des conditions optima*. Une des conditions indispensables est la présence constante du mâle de chaque couple, de façon à rendre possible un nouvel accouplement chaque fois que cela sera nécessaire.

Influence des conditions du milieu sur la fertilité

Les conditions extérieures, du fait qu'elles peuvent modifier profondément la fécondité apparente des *Drosophiles*, agissent sur un des éléments primordiaux de la fertilité. Beaucoup d'autres facteurs de la fertilité peuvent également varier en fonction des conditions du milieu. C'est ainsi que les possibilités d'accouplement, l'aptitude des gamètes à la fécondation, l'efficacité plus ou moins durable des spermatozoïdes introduits dans la femelle dépendent dans une large mesure des facteurs externes. De

même le développement embryonnaire peut, suivant les conditions, aboutir à l'éclosion de larves normales, ou s'arrêter, par avortement, à un stade plus ou moins précoce. Enfin, la fertilité étant définie par le nombre des descendants d'un couple arrivés à l'état adulte, il est indiscutable que les circonstances extérieures peuvent faire varier d'une façon considérable cette fertilité apparente, en augmentant ou en diminuant les chances de mort au cours de la vie larvaire et nymphale.

Je me contenterai de rapporter ici un certain nombre d'observations relatives à l'action des facteurs externes sur les différents éléments de la fertilité autres que la fécondité.

Accouplement. — Il existe, chez quelques individus, des malformations congénitales qui rendent l'accouplement impossible. Mais certaines circonstances peuvent aboutir au même résultat. Lorsque le milieu est, par exemple, très humide, il arrive fréquemment que les Mouches collent leurs ailes aux parois des récipients. Si elles restent ainsi immobilisées, elles ne tardent pas à mourir; si elles peuvent recouvrer leur liberté, leurs ailes étant mouillées se rabattent généralement sur la face dorsale de l'abdomen où elles restent fortement collées. Dans ces conditions, les Mouches peuvent encore marcher, mais toute tentative de vol est impossible. Chaque fois que j'ai introduit un ♂ en cet état dans un tube, j'ai constaté qu'il était incapable de s'accoupler. Il y a là une cause d'erreur à surveiller; il peut arriver en effet qu'un couple, très fertile pendant un mois, devienne infécond dans la suite, parce que le ♂ ayant ses ailes paralysées n'a pu réaliser le nouvel accouplement nécessaire. Certaines malformations des pattes observées sur des Mouches, nées dans des milieux très secs, peuvent rendre de même l'accouplement impraticable.

Aptitude des gamètes à la fécondation et avortement des œufs. — L'efficacité de l'accouplement dépend de la nature des éléments génitaux, c'est-à-dire des conditions de nutrition antécédentes. C'est ainsi que si des femelles nées sur Pomme de terre, par suite ayant des ovaires peu développées, sont accouplées avec des mâles de même origine, il arrive que, malgré l'accouplement constaté, tous les œufs pondus restent inféconds, ou que quelques-uns seulement donnent des larves, l'immense majorité des œufs restant sans développement (Voir tableau, p. 296). Dans d'autres cas, une partie des œufs présente bien un début de

développement, mais les embryons meurent avant l'éclosion, à un stade plus ou moins précoce et brunissent (fig. 6, pl. III). Ce brunissement est dû vraisemblablement à la mise en liberté par les cellules, après leur mort, de diastases oxydantes (tyrosinase, par exemple), car il ne se produit pas si les œufs sont plongés dans de l'eau à 70°. Dans bien des cas, les femelles pondent d'abord un mélange d'œufs fécondés arrivant au terme du développement et d'œufs avortés, puis uniquement des œufs avortés, et enfin des œufs vierges.

La cause de l'avortement des œufs réside incontestablement dans quelque modification de la constitution des gamètes, portant aussi bien sur les ovules que sur les spermatozoïdes. C'est ce que montrent les faits suivants.

1° Des femelles nées sur milieu pauvre, accouplées avec des mâles de même origine, pondent un grand nombre d'œufs avortés.

2° Des femelles nées sur milieu pauvre, accouplées avec des mâles nés sur milieu riche (normaux), pondent des œufs dont la plupart avortent.

3° Des femelles nées sur milieu riche (normales), accouplées avec des mâles nés sur milieu pauvre, pondent des œufs dont un certain nombre avortent.

Enfin l'avortement des œufs s'observe encore quand on fait passer une femelle née sur Levure, accouplée avec un mâle de même origine, du milieu riche (Levure) où elle pondait des œufs féconds sur un milieu plus pauvre (Pomme de terre). Pendant les premiers jours de son passage sur Pomme de terre, la femelle pond des œufs avortés et, après une période d'arrêt (inhibition), ne dépose plus que des œufs vierges. Les femelles témoins, accouplées le même jour, mais laissées sur Levure, continuent à pondre longtemps encore des œufs fécondés.

Cette cessation de la fertilité sous l'influence des conditions défectueuses de nutrition paraît être due, non seulement à une altération des ovules (manque de réserves par exemple), mais encore à quelque modification des spermatozoïdes contenus dans le réceptacle. Si, en effet, on transporte la femelle dès qu'elle ne pond plus que des œufs avortés, sur un milieu riche (Levure), on constate qu'il n'y a aucun retour, malgré les bonnes conditions de nutrition, à une meilleure fertilité et que la ponte ne comprend plus que des œufs vierges. Il faut donc en conclure que sous

L'influence des mauvaises conditions de nutrition des femelles, les spermatozoïdes contenus dans les réceptacles séminaux sont altérés puis détruits. Ces faits montrent combien la nature du milieu retentit non seulement sur la fécondité, mais aussi sur la qualité des gamètes, sur leur aptitude à la fécondation, sur le devenir des œufs fécondés, c'est-à-dire sur des éléments particulièrement importants de la fertilité.

Des modifications de même ordre peuvent d'ailleurs être produites sous l'influence d'autres conditions du milieu. C'est ainsi que les hautes températures, voisines du maximum, déterminent l'avortement d'un grand nombre d'œufs. J'ai constaté que les rayons ultra-violets agissent de la même manière. Tous les œufs fécondés et pondus, soumis au cours du développement embryonnaire à l'action de ces rayons, sont tués. Les femelles exposées aux rayons ultra-violets pendant un certains temps (30 minutes par exemple) pondent d'abord des œufs normaux donnant des larves. A partir du troisième jour, après l'irradiation, on voit un nombre croissant d'œufs avortés, puis vers le cinquième ou sixième jour cet avortement devient la règle. Bien que les parents de chaque couple irradié aient été laissés ensemble de façon à rendre possible un nouvel accouplement je n'ai observé aucun retour à une meilleure fertilité. L'altération paraît avoir porté non seulement sur les spermatozoïdes, mais aussi et d'une façon définitive sur les ovules en voie de formation dans l'ovaire, car l'accouplement des femelles irradiées et devenues infertiles avec des mâles normaux n'a été suivi d'aucun effet.

J'ajouterai pour terminer que, si l'avortement des œufs peut ainsi provenir d'une foule de conditions extérieures, j'ai observé des cas où il se produisait alors que les conditions étaient très favorables à une bonne fertilité, mais seulement dans certaines lignées dont il constituait une des caractéristiques héréditaires. Le même phénomène peut donc relever de conditions actuelles ou de facteurs héréditaires, mais l'influence de ces dernières ne peut apparaître avec certitude que si l'on a rendu les premières aussi constantes et aussi favorables que possible.

Mortalité des larves et des pupes. — Les larves peuvent mourir de façon précoce, même sur les milieux les plus favorables, par suite d'une sorte de débilité congénitale dont l'origine peut résider dans la constitution héréditaire des parents ou dans les

modifications de leurs gamètes sous l'influence de certaines conditions extérieures. J'ai ainsi constaté que les larves issues d'œufs pondus par des femelles mal nourries et dont une partie de la ponte avorte, sont le plus souvent faibles, peu actives et meurent de très bonne heure, même si on les transporte sur de bons milieux nutritifs. Il en est de même des larves issues des derniers œufs fécondés pondus par des femelles soumises à l'action des rayons ultra-violets. Il y a là un exemple de retentissement des mauvaises conditions, dans lesquelles a été placé un organisme, sur la vitalité de sa descendance.

Les conditions du milieu peuvent agir beaucoup plus directement sur la vitalité des larves et des pupes, ainsi que cela résulte de toutes les observations que j'ai rapportées, relatives à la mortalité des larves ou des pupes sur les divers milieux artificiels que j'ai utilisés, ainsi que sur les milieux constitués par de la pomme de terre. Je n'y reviendrai pas. Je me contenterai de faire remarquer que l'action des conditions favorables ou défavorables ne se traduit généralement pas par un tout ou rien, c'est-à-dire par l'heureux développement ou la mort de tout l'élevage. Les circonstances défavorables peuvent, suivant l'intensité de telle ou telle condition, déterminer une mortalité partielle plus ou moins considérable des larves et des pupes. On ne saurait admettre, comme le fait MÆNKHAUS, que toute Mouche qui pond a réussi à échapper aux mauvaises circonstances et que par suite sa descendance peut être considérée comme une mesure exacte de la fertilité de sa lignée.

Un effet particulièrement intéressant des mauvaises conditions du milieu est la modification qu'elles entraînent parfois dans la *proportion des sexes* des descendants. Sans que l'on puisse établir aucune règle à cet égard, j'ai constaté que, dans bien des cas, les Mouches nées sur des milieux très pauvres ou très secs étaient constituées exclusivement ou à peu près par des individus du sexe mâle. Ce phénomène coïncide toujours avec une mortalité élevée des pupes, si bien qu'on peut penser que la plupart des nymphes femelles sont mortes par suite d'une plus grande sensibilité ou parce qu'elles ont besoin de plus de réserves pour évoluer que les mâles et que seuls ces derniers ont réussi à évoluer. Ce qui indique bien que ces descendance unisexuées ou à peu près ne tiennent qu'aux conditions du dévelop-

pement larvaire et nymphal, c'est que les femelles parentes, ayant été transportées, avant et après leur passage en milieu pauvre, sur des milieux riches, ont laissé dans les deux cas des descendances témoins, constituées par des femelles et des mâles en nombres sensiblement égaux.

Ces constatations me paraissent de nature à faciliter l'interprétation de certains résultats obtenus par L. S. QUAKENBUSCH (*Science*, 1910). Cet auteur a en effet observé quelques couples de *Drosophiles* qui ne donnaient comme descendance que des mâles ou des femelles. C'est ainsi que sur 51 couples d'une lignée, tandis que 42 donnèrent des mâles et des femelles en proportion sensiblement égale, 9 donnèrent des descendances unisexuées. Dans une autre lignée le phénomène fut constaté pour 3 couples sur 21.

Le tableau suivant indique la façon dont les descendances étaient constituées.

1 ^{re} lignée			2 ^e lignée		
Couples	♂	♀	Couples	♂	♀
1	135	0	1	0	68
2	0	108	2	1	52
3	0	104	3	0	30
4	0	73			
5	0	63			
6	0	45			
7	0	43			
8	0	33			
9	0	31			

L'auteur admit que l'unisexualité de ces descendances était due à l'action de quelque facteur externe qui aurait influencé le déterminisme du sexe.

Une semblable conclusion me paraît tout à fait inadmissible. Elle est tout d'abord en contradiction avec tout ce que l'on sait du déterminisme du sexe, particulièrement chez les *Drosophiles*, car on peut considérer comme établi que le sexe est déterminé, dès l'union des gamètes, en raison de la constitution de ceux-ci et ne saurait être modifié ultérieurement par des actions extérieures.

L'examen du tableau précédent montre d'autre part que les générations soi-disant unisexuées sont très peu nombreuses et ne représentent certainement que des descendance tout à fait incomplètes; ceci laisse supposer que les conditions d'élevage étaient défectueuses et qu'une mortalité très élevée s'est produite. Celle-ci a pu porter à peu près exclusivement sur les individus d'un même sexe, soit en raison de leur sensibilité plus grande vis-à-vis de certains agents extérieurs (parasites, microorganismes du milieu nutritif par exemple), soit par hasard. Ce qui tend à fortifier l'idée que l'unisexualité apparente était la conséquence de très mauvaises conditions de nutrition, c'est que les individus de ces générations ne renfermaient que des glandes génitales très peu développées et restèrent stériles.

Parmi les conditions externes, autres que celles liées à la constitution chimique de l'aliment, qui sont susceptibles de provoquer une mortalité plus ou moins élevée des larves et des pupes, il faut citer en première ligne le *degré d'humidité* du milieu. Sur un milieu sec, les larves ne se nourrissent que très difficilement et un grand nombre peuvent mourir d'une façon précoce. Les pupes sont généralement petites, provenant de larves très pauvres en substances de réserves et un grand nombre d'entre elles se dessèchent sans évoluer.

Sur un milieu trop humide, beaucoup de larves ou de pupes restent noyées dans la masse alimentaire et meurent asphyxiées. Grâce à l'humidité qui imprègne la surface de leurs corps, d'autres larves peuvent grimper le long des parois du récipient qui les renferme. Ce mouvement ascensionnel, dû à un géotropisme négatif, ⁽¹⁾ se produit notamment lorsque le récipient est transporté d'une étuve chaude dans une salle plus froide ou d'un lieu obscur dans une pièce éclairée.

Au cours du mouvement ascensionnel des larves sur les parois sèches, leur tégument se débarrasse progressivement de l'eau qui l'humectait et les larves se trouvent collées à la paroi sans pouvoir redescendre. Elles sont condamnées à périr d'inanition. Celles qui sont déjà suffisamment grosses peuvent se transformer en pupes, sur place, mais ces pupes se dessèchent généralement et meurent. Quelquefois, lorsque par exemple les larves

(1) Habituellement le géotropisme est positif et les larves restent à la surface du milieu nutritif placé au fond des récipients.

sont très nombreuses dans un même récipient, elles peuvent en grimpant le long des parois arriver à lubrifier suffisamment ces dernières pour s'élever jusqu'à atteindre le bouchon de coton. Celui-ci, en raison de son état plus sec, fonctionne comme un piège dans lequel les larves se trouvent emprisonnées et où elles subissent le même sort que précédemment.

Une mortalité élevée des larves et des pupes peut encore provenir des conditions de *température* des élevages. Tandis qu'à une température moyenne (24°) et constante, les élevages aseptiques sur levure ne présentent qu'une mortalité infime, celle-ci peut devenir considérable si on soumet une même génération à des écarts de température de grande amplitude. Il en est de même si on utilise une température constante, mais trop basse ou trop élevée. A 35°, les larves sont tuées au bout de 3 à 4 jours. Une exposition de 5 minutes à 35° ne les tue pas immédiatement, mais on constate, le lendemain, que la moitié environ des larves sont mortes, les autres étant vivantes, mais inertes. Celles-ci d'ailleurs ne tardent pas à mourir et on n'observe plus aucune larve vivante au bout de 48 heures.

La composition de l'atmosphère peut également déterminer une mortalité larvaire élevée. Si par exemple on obture, en les fermant avec des capuchons de caoutchouc, des tubes où se trouvent, sur Levure, un mélange de Mouches, de larves et de pupes, on constate que, par suite de la raréfaction de l'oxygène et de l'accumulation du gaz carbonique, les Mouches meurent asphyxiées en 2/4 à 48 heures. Les larves, dès le lendemain de l'obturation, cessent de se mouvoir et, bien qu'encore vivantes, demeurent inertes, collées aux parois du tube ou étendues à la surface du milieu nutritif. Si on enlève le capuchon de caoutchouc au bout de 4 jours et qu'on insuffle de l'air pur dans les tubes, on constate que la moitié environ des larves sont mortes; quelques-unes dont le cœur bat encore reviennent progressivement à la vie. Un certain nombre seulement de ces dernières réussissent à évoluer jusqu'à l'imago.

Lorsque le capuchon de caoutchouc est laissé en place pendant 4 à 6 jours, toutes les larves sont tuées par asphyxie. Les pupes paraissent être beaucoup plus résistantes. On observe en effet que l'évolution de la nymphe est en quelque sorte suspendue pendant l'obturation du tube. Les nymphes restent, pendant les

4 à 6 jours que dure l'expérience au même stade (yeux incolores, yeux oranges, etc.). Lorsqu'on réintroduit dans le tube de l'air pur, on constate que beaucoup de nymphes sont mortes ; mais pour un certain nombre d'entre elles, le développement reprend et l'éclosion des Mouches survient, avec un retard de 6 à 7 jours sur les témoins.

Dans une autre série d'expériences, où la raréfaction de l'oxygène fut produite au moyen du pyrogallate de potasse appliqué pendant 24 heures, toutes les larves étaient déjà inertes au bout de 6 heures. Lorsque l'expérience prit fin, un certain nombre d'entre elles étaient mortes et leurs cadavres brunirent ou noircirent ⁽¹⁾ dans les quelques heures qui suivirent la rentrée de l'air pur. D'autres, bien qu'inertes, présentaient encore quelques contractions de leur vaisseau dorsal. Peu à peu elles manifestèrent leur retour à la vie par des mouvements d'ondulations à la surface du corps ou de propulsion des crochets pharyngés. Certaines (un tiers environ) réussirent à reprendre leur développement et se transformèrent en pupes. Les autres moururent au bout d'un jour ou deux.

Conclusion. — Il importe de préciser la portée des expériences ou observations que je viens d'exposer. Elles n'établissent nullement que les circonstances extérieures soient capables de modifier d'une façon durable la fécondité ou la fertilité des organismes, considérées en tant que propriétés héréditaires. Qu'une telle action, rentrant dans le cadre des phénomènes d'hérédité des caractères acquis puisse se produire, cela est possible, mais mes recherches ne sont pas relatives à cette question.

Ce qu'elles établissent d'une façon indiscutable c'est que les fécondité ou fertilité *apparentes*, mesurées par le nombre des œufs pondus ou des descendants adultes, qui sont les seuls indicateurs dont nous puissions disposer pour apprécier les facteurs héréditaires de la capacité de reproduction des organismes, dépendent dans une large mesure des conditions extérieures.

(1) Dans les conditions normales, le brunissement ou le noircissement des larves mortes est la règle, si du moins elles ne sont pas trop petites et renferment des réserves assez abondantes. Ce phénomène est certainement de nature diastatique (suppression par le chauffage à 60° 70°) et dû probablement à une diastase oxydante (tyrosinase ?) puisqu'il ne s'est produit, dans l'expérience relatée, qu'après la rentrée de l'oxygène dans le tube.

Cela veut dire qu'une Mouche, qui par exemple dans des conditions optima idéales pondrait 1.000 œufs donnant 1.000 descendants, présentera une fécondité et une fertilité apparentes inférieures et à des degrés très divers suivant les circonstances.

Les conditions expérimentales que j'ai mises en jeu représentent parfois des conditions limites extrêmement défavorables. C'est là un artifice dont use tout expérimentateur pour mettre en évidence un phénomène d'une façon plus manifeste. Mais il est facile de concevoir que de très faibles variations dans la composition du milieu retentiront sur la fécondité ou la fertilité d'une façon faible sans doute, mais certaine.

La conclusion des constatations que j'ai faites c'est qu'*aucune étude de la fécondité ou de la fertilité héréditaires ne saurait être assise sur des résultats précis, si l'on ne s'est pas entouré de toutes les garanties nécessaires pour éviter les causes d'erreur, tenant aux circonstances extérieures, qui peuvent amoindrir les résultats, les inverser ou les rendre incohérents.*

Dans le cas particulier des Drosophiles, organismes vivant sur des milieux en fermentation, les possibilités de variations du milieu, capables de retentir sur le pouvoir de multiplication sont innombrables. C'est à chaque instant que varient la composition chimique, l'état physique, la réaction du milieu nutritif, le nombre et la nature des microorganismes saprophytes ou parasites, la composition de l'atmosphère, etc... Si à ces causes fondamentales de variation, on ajoute celles qui procèdent, comme dans certaines expériences, des sauts perpétuels de la température et du degré d'humidité, on conçoit avec quelle défiance il importe d'accueillir des résultats relatifs à l'hérédité de la fertilité ou de la fécondité, obtenus dans de semblables circonstances. L'établissement de conditions de milieu aussi constantes et aussi favorables que possible me paraît constituer la préface nécessaire à des travaux de cet ordre. L'obtention d'élevages aseptiques permet de la réaliser dans une large mesure.

CONCLUSION

Des diverses théories que j'ai examinées dans la première partie de ce travail, aucune ne s'est trouvée capable de donner une explication vraiment complète de l'évolution des êtres vivants. Les unes, ayant été conçues *à priori*, manquent de la base positive nécessaire ; les autres reposent sur des faits qui n'ont pas la valeur démonstrative que l'on est en droit d'exiger. L'hérédité des caractères acquis, qui fut pendant longtemps l'un des dogmes fondamentaux du transformisme, n'est basée notamment que sur des faits discutables, dont une analyse un peu serrée diminue considérablement la portée.

Aussi la science de l'évolution paraît-elle, à l'heure actuelle, abandonner définitivement le domaine de la théorie pour entrer dans la voie féconde de l'expérience. Encore faut-il que les expérimentateurs possèdent la méthode appropriée sans laquelle tous leurs efforts seraient vains. Sans doute, l'étude systématique des croisements, rendue possible grâce aux découvertes de NAUDIN et de MENDEL, s'est révélée un excellent procédé d'analyse de la constitution héréditaire des organismes. Il ne faut pourtant pas perdre de vue que les recherches de ce genre ne portent que sur un point limité du problème de l'évolution. De même que DARWIN mettait en œuvre la sélection sans s'occuper de l'origine des variations héréditaires, de même les mendéliens étudient le comportement, au cours des croisements, de particularités héréditaires données, sans se soucier de la façon dont celles-ci ont acquis droit de cité dans le patrimoine héréditaire des organismes. Si le mendélisme ne fait ainsi que côtoyer le problème fondamental du transformisme, celui de l'origine des variations héréditaires, il n'a pas été cependant sans jeter quelque lumière sur la genèse de ces variations. A ceux d'entre les biologistes qui se laissaient trop facilement aller à l'idée que les êtres vivants

jouissaient d'une plasticité indéfinie leur permettant de se transformer au gré des circonstances extérieures, il a rappelé un peu brutalement que les organismes tenaient de leurs ancêtres une constitution suffisamment stable et constante pour donner l'impression d'une apparente fixité.

Toute la question se ramène à savoir si cette indépendance du patrimoine héréditaire vis-à-vis des facteurs externes est absolue ou si elle n'est que relative. Déjà certaines observations, ayant trait aux effets sur la descendance de maladies telles que la syphilis ou la tuberculose, ou d'intoxications telles que l'alcoolisme, montrent nettement que la substance héréditaire n'est pas inaccessible à l'action de certains agents extérieurs. Des expériences nouvelles, faites dans cet ordre d'idées, ne pourront sans doute qu'élargir le champ de cette influence des conditions externes sur les transformations héréditaires des organismes. Encore faut-il qu'elles offrent les garanties nécessaires si l'on ne veut pas qu'elles aboutissent à des résultats aussi décevants que les recherches relatives à l'hérédité des caractères acquis, recherches dont l'imprécision a puissamment contribué à faire méconnaître l'importance du milieu comme facteur d'évolution.

Les variations héréditaires ne pouvant provenir que de l'organisme ou du milieu, la connaissance et la précision de ce dernier terme devient une nécessité expérimentale logique. Tous les résultats que j'ai apportés au cours de ce travail ne font que confirmer et illustrer cette proposition qui est la thèse essentielle que j'ai voulu soutenir. Au début de mes recherches je pouvais me demander si une constance et une maîtrise suffisamment grandes des conditions extérieures pouvaient être obtenues. Il m'est maintenant possible, en me basant sur les résultats que j'ai enregistrés, d'affirmer qu'une semblable tentative est réalisable, même lorsque les relations entre l'organisme et le milieu sont aussi complexes que dans le cas des *Drosophiles*. L'obtention d'élevages aseptiques, la possibilité de remplacer les aliments naturels par une alimentation artificielle dont les termes sont connus et modifiables à souhait, la précision des autres facteurs du milieu réalisent cette maîtrise des conditions extérieures qui permet seule d'expérimenter d'une façon correcte en matière d'évolution.

Je présenterai, en effet, sous forme de conclusions les princi-

paux faits qui peuvent être dégagés des recherches expérimentales que j'ai entreprises et qui établissent la possibilité et la valeur de la méthode de travail que l'examen de l'état actuel du problème de l'évolution m'a conduit à tenter de réaliser.

I. — Il est possible d'élever aseptiquement des organismes animaux, même lorsqu'ils sont adaptés, ainsi que c'est le cas pour les *Drosophiles*, à vivre dans des milieux en fermentation et à se nourrir des microorganismes qui pullulent dans leurs aliments habituels. Non seulement la vie aseptique n'entraîne aucune déchéance de ces organismes, même si elle est continuée pendant des centaines de générations, mais elle réalise des conditions d'élevage infiniment supérieures aux conditions naturelles.

II. — La vie aseptique, en supprimant toutes les causes de modification du milieu, tenant à la présence des microorganismes, permet déjà d'obtenir une constance des conditions externes, exceptionnellement favorable pour l'étude expérimentale de la variation et de l'hérédité.

III. — Il est possible de remplacer, pour des *Drosophiles* élevées aseptiquement, le milieu nutritif naturel, constitué par de la Levure stérilisée, par des milieux nutritifs artificiels comprenant des sels minéraux, de la peptone, de la lécithine et une substance indéterminée présente dans les extraits alcooliques, bouillons et autolysats de Levure et de foie.

IV. — Cette substance, indispensable à la vie de ces organismes, est soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool à 100° froid, soluble dans l'alcool absolu bouillant, mais étant alors précipitée par refroidissement, soluble dans les alcools à 90°, 80° et 70°. Elle paraît présenter certaines analogies avec la vitamine, étudiée par C. FUNCK.

V. — L'élevage de *Drosophiles aseptiques* sur milieux artificiels chimiquement définis, en présence de conditions constantes de température, d'humidité, d'éclairage, etc..., permet d'obtenir une constance et une maîtrise presque absolues des conditions externes. Cette précision constitue la partie essentielle d'une méthode qui peut seule rendre possible une étude expérimentale vraiment scientifique de l'origine des variations et de l'évolution des êtres organisés.

VI. — Cette méthode permet, en outre, de reprendre sur une base nouvelle l'étude du métabolisme des principaux constituants

des êtres vivants. Grâce à elle, j'ai pu notamment établir que les organismes étudiés étaient capables, par eux-mêmes, de réaliser une synthèse précaire, mais certaine, des graisses aux dépens de certaines substances protéiques.

VII. — Ces corps gras, emmagasinés dans le tissu adipeux, vraisemblablement sous forme de complexes albumino-gras, constituent les réserves nécessaires, sans lesquelles les organismes considérés ne peuvent atteindre le terme de leur développement. Leur présence en quantité suffisante est une des conditions indispensables de la métamorphose. Elles tirent leur origine non des hydrates de carbone, ni de graisses alimentaires quelconques, mais de certains corps gras tels que la lécithine et — pour une certaine part — des substances albuminoïdes de la levure.

VIII. — La valeur de la méthode que j'ai inaugurée, en tant que procédé pour l'étude des phénomènes d'hérédité, ressort d'une façon particulièrement nette de l'examen des travaux relatifs à l'hérédité de la fécondité et de la fertilité des *Drosophiles*. Ces travaux, effectués sans aucun souci des conditions externes, n'ont, pour cette raison, abouti le plus souvent qu'à des résultats incertains et contradictoires.

IX. — Les recherches expérimentales que j'ai entreprises sur cette question montrent indiscutablement que la fécondité et la fertilité apparentes des organismes dépendent, en effet, très étroitement des conditions extérieures. Les conditions de nutrition des larves et des adultes, les changements de milieu nutritif, l'accouplement, d'une manière générale, les divers facteurs externes modifient d'une façon considérable la maturité génitale, l'aptitude des gamètes à la fécondation, la vitalité des embryons, des larves et des nymphes, bref font varier dans des limites très étendues la capacité de reproduction des organismes.

X. — Qu'il s'agisse de cette étude particulière ou de recherches ayant trait à n'importe quel autre problème d'hérédité, l'obtention de conditions constantes et modifiables à volonté constitue la préface nécessaire à toute expérience fructueuse en matière d'évolution.

Qu'un semblable effort puisse paraître vain à ceux qui sont persuadés que le milieu n'entre pour rien dans la transformation des êtres vivants, cela est certain. Les résultats que j'ai obtenus,

en étudiant la fertilité et la fécondité des *Drosophiles* en fonction des conditions externes me sont pourtant un sûr garant que la méthode de recherches que j'ai inaugurée ne restera pas stérile. Que les expériences ultérieures dussent me conduire à attribuer une part considérable aux facteurs internes ou aux facteurs externes dans la genèse des variations héréditaires, je suis du moins assuré que les résultats obtenus seront suffisamment nets pour imposer la certitude qui est le commencement de la science véritable.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ACKERMANN (D.). — Ein Faulnisversuch mit Arginin. *Zeitsch. f. physiol. Chemie*, 1908, t. 56.
2. BELLAIR (G.). — Recroisées entre elles deux espèces qui se sont dégagées d'un hybride n'obéissent-elles plus à la loi de la dominance? *C. R. IV^e Conf. intern. génétique*. Paris 1911. p. 201.
3. BLARINGHEM. — Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité. Mutation et traumatismes. *Bulletin Scientif. France et Belgique*, t. XLI, 1.
4. BOGDANOW (E.-A.). — Ueber die Abhängigkeit des Wachstums der Fliegenlarven von Bakterien und Fermenten und ueber die Variabilität und Vererbung bei der Fliegenlarven. *Arch. f. (Anat.) u. Phys.*, 1908, Suppl.
5. BORDAGE (Ed.). — Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Papayer commun (*Carica papaya*). *C. R. Soc. Biol.*, t. V, 10^e série, p. 708-710.
6. BORDAGE (Ed.). — A propos de l'hérédité des caractères acquis. Detmer contre Weismann. *Bulletin Scientif. France et Belgique*, t. XLIV, 1910, p. 51-88.
7. BRASH (W.). — Ueber den bakteriellen Abbau primärer Eiweisspaltprodukte. *Biochem. Zeitsch.*, 1909, t. 18.
8. CASTLE (W.-E.). — Studies of inheritance in rabbits. *Carnegie Instit. Publ.*, 1909, 114.
9. CASTLE (W.-E.), CARPENTER (F.-E.), CLARK (A.-H.), MAST (S.-O.) et BARROWS (W.-M.). — The effects of inbreeding, cross-breeding and selection upon the fertility and variability of *Drosophila* (Contrib. zool. Lab. Mus. comp. zool. Harvard College, n. 177). *Proceed. Amer. Acad. Arts. Sciences*, V, 41, 1906, p. 731-786.
10. CAULLERY (M.). — L'état présent du problème de l'Evolution. *Revue scientifique*, n. 14, 1916.
11. COHENDY. — Expériences sur la vie sans microbes. *C. R. Acad. sc*, t. CLVIII, 1914, p. 1283.
12. DARWIN (C.). — Cross and self-fertilization in the vegetable kingdom.
13. DELCOURT (A.) et GUYÉNOT (E.). — Génétique et milieu. *Bullet. scient. France et Belgique*, t. XLV, 1911.
14. DELCOURT (A.) et GUYÉNOT (Emile). — De la possibilité d'élever certains Diptères en milieu défini. *C. R. Acad. sciences*, t. CLI, 1910, p. 255.

15. DELCOURT (A.) et GUYÉNOT (Emile). — Variation et Milieu. Lignées de Drosophiles en milieu stérile et défini. *C. R. de la quatrième conférence intern. génétique*, sept. 1911.
16. DELILLE (A.), MAYER (A.), SCHAEFFER (G.) et TERROINE (E.). — Culture du bacille de Koch en milieu chimique défini. *C. R. Acad. sc.*, 19 février 1912.
17. DUPUY (E.). — De la transmission héréditaire des lésions acquises. *Bullet. scient. France et Belgique*, vol. XXIV, 1890.
18. EAST (E.-M.) et HAYES (H.-K.). — Inheritance in Maize. *Conn. exp. Sta. Bull.*, 167, 1911.
19. FABRE (J.-H.). — Souvenirs entomologiques, t. IX, p. 227 et sq. 1894.
20. FALTA et NOEGGERATH. — Fütterungsversuche mit künstlicher Nahrung. *Hofm. Beitr.*, 7, 1906.
21. FISCHER (E.). — Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. *Allgem. Zeit. f. Entom.*, 6, 1901.
22. ERLENCKEL (M.). — Nachweis der Vererbung erworbener Eigenschaften durch Röntgenstrahlen. *Die Umschau*, 1912 et *Archiv. f. mikroskop. Anat.*, t. LXXX, 1912.
23. FRANCK (O.). — Eine Methode Fleisch von Fett zu befreien. *Zeitschr. f. Biologie*, 35, 1897.
24. FRUWIRTH (C.). — Untersuchungen über den Erfolg und die zwegmäßigste Art der Durchführung von Veredelungs und Auslesezüchtung bei Pflanzen mit Selbstbefruchtung. *Arch. f. Rass. u. gess. Biol.*, 4, 1907.
25. GUYÉNOT (Emile). — L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. *Bullet. scient. France et Belg.*, 6^e série, t. XLI, 1907, p. 353-370.
26. GUYÉNOT (Emile). — Etudes biologiques sur une mouche, I à VII. *G. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, p. 97, 178, 223, 270, 332, 389 et 443, 1913.
27. HENRI (Mme V.). — Etude de l'action métabiotique des rayons ultraviolets. Production de formes de mutation de la bactérie charbonneuse. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLVIII, 1914.
28. HILL (L.). — Some experiments on supposed cases of the inheritance of acquired characters. *Proc. zool. Soc. London*, 1896.
29. HOFMANN (F.). — Der Uebergang von Nahrungsfett in die Zellen des Tierkörpers. *Zeitsch. f. Biol.*, 8, 1872.
30. HYDE ROSCOE (R.). — Fertility and sterility in *Drosophila ampelophila*, I à IV. *The Journ. of exp. zoology*, t. 17, p. 141, 173, 343, 1914.
31. JACOB (L.). — Fütterungsversuche mit einer aus den einfachen Nahrungsstoffen zusammengesetzten Nahrung an Tauben und Ratten. *Zeitsch. f. Biol.*, 48, 1906.
32. JOHANNSEN (W.). — Ueber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. *Iena, G. Fischer*, 1903.
33. KAMMERER (P.). — Vererbung erzwungenen Farbenveränderungen. *Archiv. f. Entw. mech.*, t. 36, 1913, p. 4.
34. KAMMERER (P.). — Beiträge zur Kenntniss der Verwandtschaftsverh. von *Salamandra atra* und *maculosa*. *Arch. f. Entw. mech.*, 17, 1904.
35. KNAPP (P.). — Experimenteller Beitrag zur Ernährung von Ratten mit künstlicher Nahrung und zum Zusammenhang von Ernährungsstörungen mit Erkrankungen der Conjunctiva. *Zeitsch. f. exper. Path. u. Therapie*, 5, 1908.
36. LOVE (H.-R.). — Are fluctuations inherited. *The Amer. Nat.*, 44, 1910.

37. MAC DOUGAL (T.). — Mutants and hybrids of the *Oenothera*. *Carnegie Inst. Publ.*, n. 24, 1905.
38. MARCHAL (P.). — Le Lecanium du Robinia. *C. R. Soc. Biol.*, 1908.
39. MÖNKHAUS (W.-J.). — The effects of inbreeding and selection on the fertility, vigor and sex-ratio of *Drosophila ampelophila*. *Journ. of Morphology*, V. 22, n. 1, 20 mars 1911.
40. MORGAN (T.-H.). — Further experiments with mutations in eye color of *Drosophila*. The loss of the orange factor. *Journ. of Acad. Nat. Sc. of Philadelphia*, Vol. XV. 1912.
41. MORGAN (T.-H.). — The origin and heredity of nine wing mutations in *Drosophila*. *Science*, 1911, p. 496-499.
42. MORGAN (T.-H.). — The origine of five mutations in eye color in *Drosophila* and their modes of inheritance. *Science*, 1911, p. 534-537.
43. NEUBERG (C.) et ROSENBERG (E.). — Ueber die bei der Eiweiszfäulnis auftretenden Fettsäuren sowie über die optisch-aktive Valeriansäure und Karbonsäure. *Biochem. Zeitsch.*, 1908.
44. NEUBERG (C.) et BRASH (W.). — Biochemische Umwandlung der glutaminsäure in n. Buttersäure. *Biochem. Zeitsch.*, 1908.
45. PAYNE. — Forty nine generations in the dark. — *Drosophila ampelophila* bred in the dark for sixty nine generations. *Biol. Bull. Woods Hole*. vol. 18, 1910, p. 128 et vol. 21, 1911, p. 297.
46. PEARL (R.). — The mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. *The Journ. of exper. zoology*, vol. 13, 1912.
47. PEARL (R.) et SURFACE (F.-M.). — Data on the inheritance of fecundity obtained from records of egg production in the daughters of 200 egg' hens. *Maine Agric. Exp. Stat. Ann. Report for 1909* (Bull. 166).
48. PEREZ (Ch.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). *Arch. zool. exp.*, t. XLIV, 1910.
49. PICTET (A.). — L'influence des changements de nourriture des chenilles sur le développement de leurs papillons. *Arch. des sc. phys. et nat. Genève*, 1902 et 1903.
50. PORTIER (P.). — La vie dans la nature à l'abri des microbes. *C. R. Soc. Biol.*, 1905, I, p. 605.
51. RÖHMANN (F.). — Ueber künstliche Ernährung. *Klin therap. Wochenschr.*, 1902.
52. SOMMER. — Die Brown-Sequard'sche Meerschweinchen epilepsie. *Beitrag z. path. Anat. u. allg. Path.*, 27, 1900.
53. STANDFUSS (M.). — Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidoptera vorgenommenen Temperatur und Hybridations Experimente. *Insektenbörse*, 16, 1899.
54. STOCKARD (C.-R.) et PAPANICOLAOU (G.). — A further analysis of the hereditary transmission of degeneracy and deformities by the descendants of alcoholized Mammals. *The Americ. Natur.*, 1916.
55. TANGEL. — Zur Kenntniss des Stoff und Energieumsatzes holometaboler Insekten während der Metamorphose. *Arch. f. der ges. Phys.*, 130, 1909.
56. THOMAS (P.). — Sur les substances protéiques de la levure. *C. R. Acad. Sc.*, t. 156, 1913.
57. THOMAS (P.) et KOŁODZIEJSKA (Mme S.). — Les substances protéiques de la levure. *C. R. Acad. Sc.*, t. 157, 1913.
58. TOWER (W.-L.). — An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. *Carnegie Inst. Publ.*, 48, 1906.
59. WOLLMAN (E.). — Sur l'élevage des mouches stériles. Contribution à la

- connaissance du rôle des microbes dans les voies digestives. *Annal. Inst. Pasteur*, janv. 1911, p. 79-88.
66. WEINLAND (E.). — Ueber die Stoffumsetzung während der Metamorphose der Fleischfliege (*Calliphora vomitoria*). *Zeitsch. f. Biol.*, 47, 1905.
67. WEINLAND (E.). — Chemische Beobachtungen an der Fliege *Calliphora*. *Biolog. Centralblatt*, 1909, t. 29.
68. WENTWORTH (Ed. N.). — The segregation of fecundity factors in *Drosophila*. *Journ. of genetics*, vol. III, 1914.
69. WRZOSEK et MACIESZA. — Experimental studies on the hereditary transmission of Brown-Sequard's Epilepsy of Guinea-pigs, produced by injury of the sciatic nerve. *Bull. int. Acad. Sc. Cracovie*, sér. B., 1910.
-

NOTES SUR

L'INSTINCT DE « MELLINUS ARVENSIS » L.

et ses rapports avec celui des autres Sphégiens

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

I. CONDITIONS DE LA CAPTURE ET POINT D'APPLICATION DU DARD.

Importance de la diversité des conditions ; la capture dans les conditions normales ; répétition constante des mêmes faits ; apparente précision des mouvements ; la capture dans des conditions anormales ; multiplication des coups d'aiguillons.

II. DÉTERMINISME DES COUPS DE DARD ET DE LEUR LOCALISATION.

Mellinus ne « choisit » pas le point à piquer ; diffusion rapide du venin ; limitation des surfaces vulnérables. Relation constante entre les soubresauts de la victime, l'excitation du sternum et le reflexe du dard. Multiplicité des coups d'aiguillons et position initiale relative des antagonistes. Piqûres inutiles.

III. L'« INSTINCT PARALYSEUR » DES SPHÉGIENS.

Le rôle des influences actuelles et l'« instinct paralyseur ». Cas des Ammophiles, excitabilité de la chenille et multiplicité superflue des coups d'aiguillon. Les Scolies et la résistance du tégument des Cétoïnes. Le « choix » de la victime ; expérience avec *Mellinus arvensis* L. et *Athalia colibri* CURR. Capture des proies et profit personnel du prédateur ; régime imposé à la larve. Déterminisme des processus ; vie individuelle et vie spécifique ; les processus non-nuisibles.

INTRODUCTION

Les mœurs des Mellines n'ont donné lieu qu'à un nombre très restreint de travaux. Malgré des recherches bibliographiques soigneuses, je n'ai trouvé que de brèves notes indiquant la nature des proies, et un court mémoire de Lucas ⁽¹⁾. Les premières

(¹) H. LUCAS. Quelques remarques sur la manière de vivre de *Mellinus sabulosus*. *An. Soc. ent. Fr.*, 1861, p. 219.

nous apprennent que les Mellines approvisionnent leurs larves avec des Muscides variés ; le second entre dans quelques détails sur la capture de ces Muscides, leur transport au nid et la diversité de leurs espèces. Il rapporte, en particulier, qu'en arrivant à l'entrée du nid, *Mellinus sabulosus* dépose la Mouche capturée, s'engage à reculons dans l'orifice, reprend ensuite sa proie et l'introduit à l'intérieur. En examinant les Mouches de près, LUCAS constate qu'elles sont paralysées et non mortes ; il a pu en conserver vivantes pendant six semaines. Il ne mentionne pas de mutilations spéciales.

La capture ne présente, en apparence, aucune particularité : la Melline saute sur le dos de la Mouche, la saisit avec ses mandibules et ses pattes antérieures, recourbe son abdomen et « fait pénétrer son aiguillon soit sur les côtés du thorax, soit entre les segments abdominaux ».

J'ai pu, de mon côté, étudier *Mellinus arvensis*, qui est peut-être l'espèce même observée par LUCAS, si l'on en juge par sa description sommaire. Les mœurs des deux Mellines diffèrent, en tout cas, fort peu et les faits nouveaux que j'apporte s'appliquent vraisemblablement aux deux. Surtout préoccupé d'analyser les relations du prédateur et de sa victime, j'ai obtenu, dans ce sens, des résultats fort importants. En les comparant à ceux que fournissent, chez d'autres Sphégiens, l'expérience ou l'observation, il m'a paru que leur portée dépassait le cadre spécial des Mellines et qu'ils permettaient de comprendre d'une manière rationnelle l'instinct des paralyseurs en général.

I

CONDITIONS DE LA CAPTURE ET POINT D'APPLICATION DU DARD

Je n'ai pas essayé de suivre le comportement de *Mellinus arvensis* en liberté ; j'ai simplement constaté, à trois reprises, qu'il ne portait pas toujours à son nid les Mouches capturées, mais les mangeait parfois sur place. Ce Sphégien s'ajoute donc à la liste, déjà longue, de ceux qui tirent tout ou partie de leur

alimentation de la proie même qu'ils donnent à leurs larves.

Lorsqu'il mange sa capture, *M. arvensis* l'entame par la base de l'abdomen et fouille dans le thorax ; souvent il décapite ensuite sa victime, vide le contenu de la tête et de la partie antérieure du thorax. D'une façon constante, il laisse intacts les téguments thoraciques, probablement trop durs pour ses mandibules. Il mange donc bien réellement le corps du Muscide et ne se contente pas, comme d'autres Sphégiens, d'aspirer ou de lécher les sucs que renferme le tube digestif.

Ces faits ont leur intérêt.

L'intérêt principal, toutefois, réside dans la capture et la paralysie des victimes. Les observateurs qui étudient les Sphégiens à ce point de vue se contentent généralement de regarder des Insectes placés dans leurs conditions normales. En procédant ainsi, ils voient les mêmes phénomènes se répéter toujours comparables à eux-mêmes ; et cette répétition constante, abstraction faite de la similitude des conditions, les entraîne à considérer le comportement des animaux comme la résultante presque exclusive d'un processus interne, indépendant, pour une très large part, des incidences actuelles. Il importait donc de varier les conditions et de voir comment se comporteraient alors les individus. Mais tout en variant les conditions, il faut évidemment éviter d'opposer un obstacle matériel, tant aux mouvements du prédateur qu'à ceux de la victime, afin de ne provoquer aucune déviation d'origine mécanique, au sens strict du mot.

Pour lever la difficulté, je me suis contenté d'enfermer une Melline avec une Mouche dans un tube de faible diamètre. Les dimensions du tube (7 à 8 mill.), sans enlever aux animaux leur liberté d'allures, change cependant assez les conditions de rencontre pour provoquer des modifications dans le mode de capture. Si la façon dont le Sphégien paralyse sa victime dépend des incidences actuelles, elle doit précisément dépendre de tout changement de cet ordre. Le dispositif adopté ne provoque naturellement pas à coup sûr un tel changement ; il faut encore choisir un moment favorable pour introduire une Mouche dans le tube ; il faut surtout recommencer aussi souvent que possible, afin de multiplier les chances de voir la rencontre s'effectuer d'une manière anormale. Ayant donné successivement à une douzaine de Mellines plusieurs dizaines de Mouches, j'ai observé souvent

la capture suivant le mode habituel, mais souvent aussi suivant les modes qui en diffèrent à des degrés divers.

Lorsque une Mouche pénètre dans le tube au moment où la Melline a la tête tournée vers l'entrée, l'irruption de sa victime la fait généralement reculer ; puis elle s'agite sur place, tandis que la Mouche va et vient. Tout se passe alors, d'ordinaire, d'une façon normale : le Sphégien ne tarde pas à sauter sur sa proie, il la saisit par le thorax avec ses mandibules, la maîtrise rapidement avec ses pattes antérieures et moyennes et, dirigeant son abdomen sous la face ventrale du thorax du Diptère, introduit son dard sur la ligne médiane dans la région du cou. Dans un certain nombre de cas, cette première piqure est suivie d'une seconde portant un peu en arrière, dans la région antérieure du thorax. Puis, fréquemment, mais non constamment m'a-t-il semblé, la Melline tenant toujours sa victime par le thorax, la transporte en courant à l'une des extrémités du tube ; là, arrêtée par la paroi de verre, elle se met à manger. Suivant toutes probabilités, l'animal en liberté transporterait quelques Mouches à son nid ; toutefois, mes observations prouvent qu'il en dévore aussi pour son compte : il ne se comporte donc pas dans le tube autrement qu'en liberté.

Au cours de la capture et de l'application des coups d'aiguillon, les mouvements de la Melline ne traduisent aucune agitation fébrile ; ils donnent plutôt l'impression de mouvements précis et délibérés. Chaque fois que la rencontre s'effectue dans des conditions normales, les mouvements se répètent de la même manière, l'Insecte paraît frapper à coup sûr sur un point bien repéré. Le spectacle impressionne assurément, et les quelques variantes qui se produisent dans le point d'application du dard, frappant un peu plus en avant ou un peu plus en arrière, n'enlèvent rien à l'impression produite.

Quand la rencontre d'une Melline et d'une Mouche a lieu dans des conditions inaccoutumées, le spectacle change complètement. Le prédateur saisit alors sa victime d'une façon quelconque ; les mouvements ne sont pas plus rapides ni plus désordonnés, ils conservent leur apparence de précision, mais ils ne sont plus suivis d'effet. Dans un cas, par exemple, la capture est effectuée de telle sorte que les deux antagonistes se trouvent placés ventre à ventre ; la Melline n'en enroule pas moins son

abdomen autour du corps de la Mouche, seulement le dard vient glisser sur la face dorsale du thorax ; la Mouche s'agite, l'abdomen de la Melline se déplace d'un mouvement lent, tâtonne et parvient au niveau de l'articulation d'une patte mésothoracique : le dard pénètre à travers la membrane ; un léger soubresaut se produit aussitôt et l'abdomen, reprenant son mouvement, arrive sur la membrane thoraco-abdominale : là, le dard pénètre encore et la paralysie est alors complète.

Dans un second cas, la position réciproque est à peu près la même, mais les deux animaux roulent au fond du tube et la Melline se trouve couchée sur le dos. L'aiguillon frappe tout d'abord, sans le transpercer, sur le tégument dorsal de la victime ; celle-ci agite vivement ses pattes et fait vibrer ses ailes ; à son tour le prédateur met ses pattes en mouvement et fait tourner la Mouche, tandis que l'extrémité de l'abdomen, continuant à tâtonner sans méthode, finit par tomber dans la région des appendices où l'aiguillon pénètre et détermine la paralysie.

A diverses reprises, j'ai observé des faits analogues. Chaque fois que le Sphégien saisit « mal » sa victime, il procède avec la même imprécision, tapant au hasard sur la face dorsale, sur les côtés, jusqu'au moment où il rencontre une membrane articulaire, qu'il transperce sans choisir aucunement le point de pénétration. Ces tâtonnements durent parfois plusieurs minutes, la Melline roulant en tous sens la Mouche qui s'agite violemment. Une fois même, une proie un peu forte, *Sarcophaga agnata* Rond finit par se dégager sans dommage appréciable.

Ainsi, lorsque la rencontre de l'agresseur et de la victime se produit dans des conditions inaccoutumées, le premier capture la seconde d'une façon anormale, mais il ne change rien à la direction du mouvement de son abdomen, réglée par la constitution anatomique, et son dard porte à faux un nombre variable de fois.

II

DÉTERMINISME DES COUPS DE DARD
ET DE LEUR LOCALISATION

Alors se pose la question de savoir si le paralyseur « cherche » le point qu'il « faut » piquer « pour » paralyser, ou si la multiplicité des coups et les tâtonnements ne relèvent pas d'une cause plus immédiate. Dans le cas qui nous occupe, il ne fait aucun doute que la Mouche est revêtue d'un tégument chitineux parfaitement impénétrable au dard de la Melline, sauf en quelques points spéciaux qui correspondent aux membranes articulaires des appendices et des divers segments du corps. Il est inutile de supposer, comme FABRE l'a fait à propos d'autres animaux, que la Melline s'abstient de piquer tant qu'elle n'a pas trouvé la place par où elle atteindra les centres nerveux. En réalité, quel que soit son point de pénétration, le venin diffuse rapidement dans le corps tout entier ⁽¹⁾. Si, par exemple, l'aiguillon s'engage entre deux segments abdominaux, la Mouche devient aussitôt inerte. Le fait se produit rarement, car les segments abdominaux imbriqués sont fortement appliqués l'un sur l'autre et le dard glisse, le plus souvent, sur leur surface convexe. Je n'ai pu, quant à moi, parvenir à placer la Melline par rapport à la Mouche dans une position qui favorisât cette pénétration, mais les observations de LUCAS prouvent que cette position existe.

Les autres points vulnérables ne sont pas tous également voisins des centres nerveux. Ceux-ci sont situés assez en avant, de sorte qu'une piqûre portant sur l'une des deux pattes postérieures ne saurait les atteindre — et d'autant moins que le dard de *Mellinus arvensis* est extrêmement court. Souvent, du reste, on peut suivre la diffusion qui s'effectue à partir du point atteint, car la paralysie n'est pas toujours immédiatement complète; après piqûre au niveau de l'articulation d'un appendice antérieur, les appendices postérieurs s'agitent encore pendant un court espace de temps, et *vice versa*. Aucun des points vulnérables n'est donc

(1) J'ai, tout récemment, montré que le venin des Sphégiens produit un effet rapide, quel que soit le point de pénétration du dard. (L'instinct paralyseur des Hyménoptères vulnérants. *C. R. Acad. Sc.*, 12 novembre 1917).

plus spécialement privilégié qu'un autre, et il suffit que le venin pénètre par l'un quelconque d'entre eux pour produire une paralysie rapide.

Toutefois, à regarder une Melline promener son abdomen sur le corps de sa capture, on est tenté de croire qu'elle cherche vraiment et ne pique qu'à bon escient; elle frappe sans hâte, ses mouvements, précis et sûrs en apparence, cessent dès que la Mouche est paralysée. L'apparence ne correspond nullement à la réalité; l'Hyménoptère ne cherche pas, il frappe n'importe où et s'obstine sur une paroi impénétrable qui arrête net l'aiguillon. Celui-ci ne sort et ne pénètre que lorsque l'abdomen frappe sur une membrane peu résistante. Mais, la piqûre effectuée, les mouvements de l'abdomen ne s'arrêtent point, *ils continuent aussi longtemps que la Mouche se débat*.

Le va et vient de l'abdomen est, en effet, très nettement provoqué par les soubresauts de la Mouche capturée. L'agitation de ses pattes, le frémissement de ses ailes excitent le thorax du prédateur et déclenchent le réflexe abdominal. Cette affirmation repose sur un certain nombre de faits, tout particulièrement sur les trois suivants.

Un *Mellinus arvensis* saute sur une Mouche qui se retourne et fait face au même moment; les deux Insectes se trouvent alors tête-bêche et *Mellinus* plante ses mandibules dans l'abdomen de sa proie. Celle-ci réagit violemment; à chacun de ses mouvements, l'abdomen de *Mellinus* s'enroule autour d'elle, mais le dard tombe sur le dos, sur les parties latérales du thorax et ne pénètre pas. Puis, quoique toujours très vivante, la Mouche cesse de bouger; le prédateur se calme aussitôt et se met à dévorer sa victime, qu'il maintient au niveau de ses mandibules en la tirant avec ses pattes. Par intervalles, morsures et tractions provoquent une série de soubresauts aussi violents qu'au début, tous suivis d'un coup de dard portant à faux. A un moment donné, cependant, une nouvelle traction détermine un nouveau soubresaut et celui-ci un nouveau coup de dard qui, cette fois, tombe droit sur une membrane articulaire et la transperce: la Mouche est alors paralysée.

Une autre Melline se trouve ventre à ventre avec une Mouche. L'aiguillon la frappe à plusieurs reprises sur le dos, où il ne peut pénétrer. Puis, la Mouche, qui s'agite, tourne entre les

pattes du Sphégien et se place de flanc : l'aiguillon frappe encore sur le dos, sur les côtés, sans pénétrer jamais. Ne cessant de se débattre avec force, la Mouche glisse entre les pattes qui l'étreignent, se dégage partiellement, et bientôt la Melline ne la retient plus qu'au moyen de ses mandibules, qui mordent l'abdomen, et de deux pattes, qui maintiennent une aile. Par suite, tout contact disparaît entre le thorax de l'agresseur et le corps de sa victime, et dès lors, le premier dévore lentement le second, sans esquisser le moindre mouvement de piqure, en dépit des soubresauts qui persistent longtemps encore et ne s'arrêtent qu'une fois le thorax entamé et vidé.

Dans un troisième cas, enfin, après une mêlée confuse, les deux antagonistes se trouvent placés perpendiculairement l'un sur l'autre ; la Melline tient le thorax et la tête d'une *Scatophaga stercoraria* L. avec ses pattes antérieures droites et l'abdomen avec les pattes antérieures gauches, les mandibules s'enfoncent à la base droite du thorax. Aucun contact ne s'établissant alors entre la proie et le sternum de l'agresseur, celui-ci mange sans piquer, sans avoir tenté de le faire.

Ces constatations sont décisives ; les mouvements de piqure du Sphégien correspondent nettement aux mouvements de la Mouche capturée et ceux-ci déterminent ceux-là ; mais ils ne le font que dans la mesure où ils excitent la région sternale. Si fort que s'agite la Mouche tenue à bout de mandibules, elle n'amène aucune réaction de l'abdomen de *Mellinus*. Ces réactions dépendent donc d'une excitation localisée. On remarquera, du reste, qu'en saisissant par le thorax, avec une pince, un Insecte à abdomen mobile, *muni ou non d'un aiguillon*, l'abdomen se recourbe en dessous, son extrémité se rapprochant de la bouche.

Et dès lors, nous comprenons fort bien la multiplicité des piqûres, effectives ou non, que *Mellinus arvensis* fait à sa victime. Le Sphégien pique tant qu'un frémissement, même léger, provoque le reflexe spécial ; il pique même si ce frémissement n'est qu'un spasme de bête paralysée et les piqûres ne répondent plus alors à aucune « nécessité ». En conséquence, le nombre des coups d'aiguillon varie dans de grandes proportions ; sans le moindre rapport avec le nombre et la situation des ganglions touchés ou à toucher, il dépend, essentiellement, de la position relative initiale des deux antagonistes et du nombre des points

vulnérables de la victime. Quand la Melline saute sur le dos d'une Mouche et que les axes longitudinaux des deux Insectes sont parallèles, le dard passe sous le ventre de la Mouche et rencontre vite l'une des membranes articulaires qui constituent les points vulnérables. Un déplacement parallèle des axes n'aura d'autre effet que de modifier le lieu d'application du dard ; tant que les deux thorax demeurent en contact, l'aiguillon va directement sous le ventre de la victime, un peu plus en avant ou un peu plus en arrière, et tombe sur les téguments articulaires du cou, des appendices ou de l'abdomen. Mais dès que les axes deviennent obliques l'un par rapport à l'autre, ou que le dos de la Mouche cesse de correspondre au sternum de la Melline, les points vulnérables ne se trouvent plus aussi directement dans le champ de déplacement du dard, et les coups se multiplient indéfiniment.

III

L' « INSTINCT PARALYSEUR » DES SPHÉGIENS

Ainsi, en modifiant les conditions de rencontre d'un agresseur et de sa victime, nous parvenons à analyser le déterminisme d'un comportement que l'observation répétée dans les mêmes conditions montrait rebelle à toute analyse. Ce déterminisme paraissait lié à une sorte d'automatisme interne, indifférent aux contingences et conduisant la bête, par des voies sûres, vers un but bien arrêté. Il apparaît maintenant tout autre. Le rôle des influences actuelles, représentées ici par les mouvements de la victime et la constitution de son tégument, se montre avec toute son importance.

Et il ne s'agit certainement pas d'un cas isolé. En lisant les relations concernant l'instinct de divers Hyménoptères vulnérants, on se rend nettement compte que les phénomènes sont, chez eux, tout à fait de même ordre. Le comportement de l'Ammophile semble, à cet égard, particulièrement net. A son sujet, les interprétations les plus fantaisistes se sont donné carrière. Laisant de côté diverses observations gênantes, les naturalistes, à la suite de FABRE, ont mis en valeur le « merveilleux » instinct qui, avec

une immuable précision, dirige l'aiguillon de l'Ammophile tout le long du corps d'une chenille, l'arrêtant au point même où se trouve un ganglion. Or, en examinant tous les faits et les comparant, on rétablit ainsi les processus.

L'Ammophile aborde la chenille de façon toujours comparable ; elle monte sur son dos et gagne la partie antérieure. Une fois là, elle ramène l'abdomen sous la face ventrale du thorax de la chenille et pique de une à trois fois, suivant les cas, dans un ordre et en des points variables. L'ordre et la localisation dépendent vraisemblablement du point où l'Ammophile s'est arrêtée sur le dos de la chenille, et le nombre des piqûres dépend à son tour du point d'application de la première.

LES PECKHAM, chez *Ammophila urnaria* CRESSON, notent à deux reprises qu'une seule piqûre portant entre le 3^e et le 4^e segment immobilise la chenille ; FABRE lui-même constate que *A. hirsuta* Scop. ne donne parfois qu'un seul coup dans la région du thorax. Ainsi localisée, cette première piqûre diffuse rapidement dans le corps entier, et la chenille, perdant tout mouvement spontané, ne fait aucun soubresaut capable d'exciter l'Ammophile. Lorsque la première piqûre porte dans la partie antérieure du thorax, le venin, parcourant une plus grande distance, détermine moins vite une paralysie complète. Dans ce cas, comme l'ont observé MARCHAL ⁽²⁾ pour les victimes d'*Ammophila affinis* Kirby et FERTON ⁽³⁾ pour celles d'*A. heydeni* Dhlb, les chenilles s'agitent sur place d'une façon plus ou moins violente ; aussi cette première piqûre est-elle suivie d'une seconde et parfois d'une troisième, avant que l'immobilisation soit obtenue. Mais elle n'est pas toujours complète et souvent encore, remarque MARCHAL, la chenille s'agit dès qu'on la touche. Cette excitabilité conditionne la suite des événements. Si elle est abolie après la ou les piqûres intra-thoraciques, l'Ammophile cesse de piquer, abandonne sa victime un instant, puis la reprend et l'enlève, fait noté par FABRE, par FERTON, par les PECKHAM. Si, au contraire, l'excitabilité persiste, l'Ammophile continue de piquer sans désespérer. Si, enfin, l'excitabilité

(1) G. W. AND E. G. PECKHAM. — On the Instincts and habits of the Solitary Wasps, *Wisconsin geological and natural history survey*, 1898, p. 11.

(2) P. MARCHAL. — Observations sur l'*Ammophila affinis* Kirby. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1892.

(3) CH. FERTON. — Observations sur l'instinct des Bembex. *Act. Soc. linn. Bordeaux* 1899.

n'est que momentanément abolie, lorsque l'Ammophile, après une pause, reprend la chenille, le contact provoque quelques soubresauts et il n'en faut pas davantage pour déterminer de nouvelles piqûres. La localisation et la régularité de celles-ci n'ont pas la constance sur laquelle FABRE insiste tant. Parfois elles portent successivement sur les 3 ou 4 premiers segments abdominaux, parfois sur les 3 ou 4 derniers (PECKHAM), parfois encore l'aiguillon va d'avant en arrière, puis revient en avant, piquant deux fois à la même place (MARCHAL).

Toutes ces variations, incontestablement liées à la durée de l'excitabilité de la chenille, traduisent des différences initiales dans la position relative des deux antagonistes. Elles se superposent, toutes choses égales, aux variations observées dans le mode de capture et la paralysie des Mouches par les Mellines. Avec les chenilles, les piqûres sont fréquemment très nombreuses, parce que la diffusion du venin, si rapide soit-elle, subit forcément des retards dans un organisme de forme allongée ; cette diffusion demande souvent quelques minutes, comme j'ai pu m'en assurer en faisant piquer des chenilles par *Vespa vulgaris* L., *V. germanica* F. ou *V. crabro* L., mais elle se produit à coup sûr ⁽¹⁾, si bien que cette multiplicité des coups d'aiguillon est parfaitement superflue.

Néanmoins le nombre des coups d'aiguillon donnés par une Ammophile à une chenille paraît être toujours assez restreint. Cela provient, sans doute, de ce que la chenille est vulnérable à chacun de ces intersegments et que l'abdomen de l'Ammophile, glissant sur les segments chitinisés et convexes, s'arrête forcément dans les intervalles. Les dimensions transversales relativement grandes de ces intervalles augmentent, d'ailleurs, les chances de rencontre, même si la position relative des deux antagonistes subit des modifications importantes. Mais on s'explique que, le nombre et l'étendue des surfaces vulnérables diminuant, le nombre des positions favorables diminue, tandis que celui des coups de dard s'accroît. Et il s'accroît parfois dans des proportions considérables. L'attaque des larves de Cétoine par la Scolie est, à cet

(1) Le venin de ces Guêpes diffuse avec une rapidité aussi grande que celui des Sphégiens ; il tue ou paralyse les Araignées, toutes choses égales, aussi vite que le venin des Pompiles ; il peut donc donner des renseignements valables sur la diffusion des venins dans le corps des chenilles.

égard, caractéristique. Quelle que soit la position initiale relative de la victime et de l'agresseur, celui-ci met un très long temps, près d'une demi-heure parfois, à rencontrer l'unique espace vulnérable de celle-là ; l'extrémité de l'abdomen de la Scolie glisse sur le tégument résistant et convexe, la larve s'agite et, par là même, détourne les coups.

Le cas de la Cétoïne est évidemment le cas limite où l'existence d'un seul point vulnérable donne toute son importance à l'ensemble des autres conditions. Il y a certainement une position réciproque des deux antagonistes pour laquelle, en tenant compte des mouvements de la larve, la Scolie rencontrerait rapidement le point vulnérable. Mais il s'agit naturellement d'une position si étroitement déterminée, que le plus petit écart introduit de très grands changements dans la suite des événements. Des écarts du même ordre n'ont point de telles conséquences pour une Melline capturant une Mouche. Bien que largement cuirassée, cette dernière possède plusieurs points vulnérables ; il existe, par suite, plusieurs positions qui correspondent à des « conditions normales » et permettent la rencontre rapide de l'une ou l'autre d'entre eux.

On aperçoit, dès lors, la signification véritable des « conditions normales » et il importe de l'apercevoir toute entière. Pour l'avoir méconnue, la plupart des naturalistes ont été conduits à chercher des « explications » en dehors des faits observés, s'égarant volontiers dans le domaine du merveilleux, du merveilleux puéril, où les points d'exclamation tiennent lieu de recherche et de raisonnement. Ceux-ci nous mettent en présence d'un enchaînement complexe de conditions qui s'engendrent. De la façon dont l'agresseur aborde sa victime dépend la localisation du premier coup d'aiguillon et de celle-ci dépend à son tour la rapidité de la paralysie, c'est-à-dire la durée et la violence des soubresauts qui déterminent la localisation et le nombre des coups d'aiguillon successifs. Quant à la prise de contact initiale, d'où dérive l'ensemble des processus, elle est étroitement liée à toutes les incidences externes qui gênent ou facilitent les mouvements des antagonistes.

Par là, cependant, la question n'est pas entièrement résolue, tant s'en faut. L'analyse ne porte que sur une partie des phéno-

mènes, et bien que ce soit celle qui intrigue le plus, par l'apparente précision des mouvements, elle ne doit pas faire perdre de vue l'ensemble. Pourrons-nous savoir sous quelle influence le prédateur va vers une victime qu'il paraît choisir entre toutes ? sous quelle influence ce prédateur, qui souvent se nourrit du pollen des fleurs, impose à ses larves un régime carné ? sous quelle influence il construit un nid ou creuse un terrier ? Les questions se pressent et nos connaissances, encore restreintes, ne fournissent pas les éléments nécessaires à une analyse complète. En procédant par étapes, néanmoins, en utilisant les faits acquis, on peut marquer les traits essentiels qui seront autant de jalons pour les recherches ultérieures.

Tout d'abord, dans le « choix » que le prédateur paraît faire de sa victime, on ne saurait voir autre chose qu'une affinité, une attraction spéciale qui entraîne le premier vers le second, sans qu'intervienne aucun processus mental particulier. Cette attraction, d'ailleurs, n'est pas un phénomène simple ; une expérience faite avec *Mellinus arvensis* fournit à son sujet d'instructives indications. Dans le tube où se trouve une Melline j'introduis une *Athalia colibri* CURIST., Tenthredine jaune et noire, de la taille moyenne d'une Mouche commune. Aussitôt la Melline se précipite vers cette proie éventuelle, mais, à 2 ou 3 millimètres de distance, elle s'arrête net et se détourne. Si j'accule les deux bêtes au fond du tube, c'est le Sphégien qui s'agite et se dégage, tandis que la Tenthredine, immobilisée par les choes, demeure passive. Avec deux autres Mellines, je n'obtiens pas de meilleur résultat. Dans un quatrième essai, l'Athalie à peine introduite dans le tube tombe entre les pattes d'une Melline ; aussitôt celle-ci s'en saisit et commence un mouvement de piquûre, mais avant même qu'il ne soit terminé, elle ouvre ses pattes, les agite violemment et rejette sa capture. Une cinquième fois, je glisse l'Athalie dans les pattes d'une nouvelle Melline qui, elle aussi, se dégage rapidement. Après chacun de ces essais infructueux, j'introduis dans le tube une Mouche, sur laquelle le Sphégien se précipite : c'est donc bien à la Tenthredine que tiennent les résultats obtenus.

Ainsi, la vue d'un Insecte quelconque détermine parfois de la part du Sphégien un mouvement de capture ; mais ce mouvement n'aboutit que si l'Insecte possède certaines propriétés. S'il

ne les possède pas, le mouvement s'arrête. Est-ce la vue qui, d'abord confuse, puis plus nette, renseigne seule le prédateur ? Elle intervient sans aucun doute, mais elle n'intervient pas seule ; lorsque *Athalia* tombe entre les pattes de *Mellinus*, celui-ci ne voit certainement pas l'animal qu'il saisit ; il le rejette pourtant, avec violence même, et ce mouvement de répulsion dérive, à coup sûr, d'un tout autre sens que de la vue ⁽¹⁾. L'affinité qui entraîne les organismes les uns vers les autres est évidemment un processus complexe ; elle correspond à des excitations périphériques nombreuses, portant sur des terminaisons nerveuses variées. Cette affinité, du reste, ne s'exerce pas à tout instant ; l'Insecte peut subir des variations d'états physiologiques suffisantes pour supprimer l'attraction. Une Melline, par exemple, ayant capturé et dévoré 7 Mouches en l'espace de 6 heures ne réagit plus, ou ne réagit que faiblement quand j'en introduis une 8^e dans le tube ; fatiguée ou repue, elle passe et repasse sur la Mouche sans marquer le moindre arrêt ; tout au plus ouvre-t-elle ses mandibules, et je ne parviens par aucun moyen à accentuer cette réaction ; le lendemain matin, une Mouche est immédiatement capturée, paralysée et dévorée. L'affinité dépend donc aussi bien de la nature des substances qui attirent que de l'état des organismes attirés ; cet état change en fonction de variables multiples et diverses appartenant toutes à la catégorie des influences actuelles.

Lorsque l'affinité s'exerce, et qu'elle a pour résultat la capture d'une proie, l'agresseur fait, le plus souvent, de cette proie, son profit personnel. Chez la plupart des prédateurs l'« intérêt individuel » entre franchement en jeu. Pompiles, Sphex, Bembex, Philanthus, Mellines, Odyneres mangent tout ou partie de leurs captures, soit qu'ils lèchent simplement le liquide dégorgé par la bouche, soit qu'ils mordent en pleine chair. MARCHAL ⁽²⁾, le premier, a reconnu l'importance de ce fait, voyant en lui un élément de l'origine de l'instinct des paralyseurs : il convient d'y insister. C'est bien en vertu de leurs affinités personnelles que les Vulnérants adultes capturent et paralysent une proie ; ils en tirent direc-

(1) On aperçoit tout l'intérêt de cette expérience pour la critique de la théorie du mimétisme.

(2) P. MARCHAL. Sur l'instinct de *Cerceris ornata*. Arch. de Zool. exp. et gén. 1887.

tement bénéfique. Si certains d'entre eux vont, en outre, butiner sur les fleurs, ce ne peut être là que l'effet d'une simple extension de régime et non d'un changement radical, créant une opposition telle que l'adulte, instruit des besoins de ses larves, leur donnerait une nourriture dont il ne fait pas lui-même usage. On admet cependant volontiers cette opposition, et l'on admire la prescience étonnante qui conduit l'Insecte à donner à sa progéniture le seul régime capable d'assurer son développement dans les meilleures conditions. Mais, en interprétant ainsi les faits, on renverse l'ordre des événements. Le prédateur ne recherche nullement pour ses larves la nourriture qui leur convient, car il ne possède, pour le faire, aucune connaissance innée : il pond simplement sur un animal, tout comme le phytophage pond sur une plante. Le phénomène est exactement comparable dans les deux cas ; dans les deux cas, la femelle obéit à une attraction tout à fait indépendante des événements futurs, exclusivement déterminée par la nature et les affinités des organismes en présence. La ponte une fois effectuée, les larves subissent un régime qui ne leur est pas indispensable ou n'est même pas pour elles le meilleur. C'est ce que prouvent les expériences de F. PICARD ⁽¹⁾ sur la Teigne des Pommes de terre, les miennes sur *Myelois cribrella* ⁽²⁾, celles de FABRE ⁽³⁾ lui-même sur divers Vulnérants.

Ainsi liés entre eux, les faits se soutiennent et s'éclairent ; ils permettent de pénétrer en quelque mesure dans le détail des phénomènes. Loin de montrer l'organisme doué de facultés mystérieuses, ils le montrent dans une dépendance étroite des influences actuelles en fonction de sa constitution propre. Sans aucune exception, les processus qui se produisent à un moment donné dérivent des précédents et conditionnent les suivants. L'« utilité » de ces processus n'entre pas en ligne de compte ; même, du point de vue de la vie individuelle ou spécifique, on en constate souvent l'inutilité, l'organisme ne persistant que dans la mesure où ils ne sont pas nuisibles ⁽⁴⁾.

⁽¹⁾ F. PICARD, La Teigne des Pommes de terre, *Annales du service des Epiphyties*, t. I, 1912.

⁽²⁾ ET. RABAUD, Ethologie et comportement de diverses laryes endophytes. II. *Myelois cribrella*, *Bull. Scient. Fr. et Belge*, 1914.

⁽³⁾ H. FABRE, Souvenirs entomologiques.

⁽⁴⁾ J'ai indiqué à deux reprises que les piqûres multiples étaient généralement superflues.

Jamais, en tout cas, un processus n'est déterminé par celui qui le suivra. C'est cette marche rétrograde que bien des esprits attribuent, cependant, aux phénomènes de l'instinct des Hyménoptères prédateurs, en supposant, en laissant supposer, que tous les mouvements de l'adulte n'ont d'autre raison d'être que l'avenir de la progéniture. Raisonner ainsi revient à prendre un effet pour une cause ; j'espère l'avoir montré par l'étude de *Mellinus arvensis* et les conséquences qui en découlent.

CONTRIBUTIONS A LA CONNAISSANCE

DES DICYÉMIDES

DEUXIÈME PARTIE ⁽¹⁾

IV. — Rapports entre la vie des Dicyémides et celle des Céphalopodes	347
V. — Le rhombogène du <i>Dicyema typus</i>	353
VI. — Le rhombogène du <i>Dicyema truncatum</i>	369
VII. — Le rhombogène du <i>Microcyema vespa</i>	372
VIII. — L'hermaphrodisme des Dicyémides	381

IV. — RAPPORTS ENTRE LA VIE DES DICYÉMIDES ET CELLE DES CÉPHALOPODES.

A. Considérations préliminaires. — Depuis la mi-juillet 1914, j'ai pu me rendre à sept reprises à Roscoff à l'effet d'y étudier les Dicyémides ; durant les quinze mois que j'ai passés à la Station biologique, j'ai essayé d'élucider les rapports que présente le cycle évolutif de ces parasites avec la vie de leurs hôtes.

L'on sait que Ed. van BENEDEN a donné le nom de rhombogène à l'individu vermiforme des Dicyémides dans lequel se développent des individus infusoriformes. Bien qu'il ait signalé quelques différences anatomiques entre les rhombogènes et les nématogènes, il pensait que le nématogène peut se transformer directement en rhombogène ; WHEELER et HARTMANN ont démontré qu'il en est bien ainsi, et je puis confirmer pleinement le fait ; la distinction entre les deux sortes d'individus au point de vue de la structure ne tient qu'à la nature de leur contenu, et il ne s'agit que de deux stades successifs dans le mode de reproduction.

D'autre part WHITMAN a cherché à prouver qu'à un certain moment le rhombogène ne produit plus d'infusoriformes, et qu'il

⁽¹⁾ Première partie : *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, Vol. L, p. 1, 1916.

devient un nématogène secondaire en recommençant à donner des individus vermiformes agames ; HARTMANN a admis le fait en se basant sur certaines observations de WHITMAN. Ce phénomène existe-t-il, c'est ce que nous aurons à examiner.

Tout ce que l'on connaît actuellement des rapports entre ces transformations et l'existence des Céphalopodes se borne à ceci : WHEELER et HARTMANN ont constaté que les *Octopus*, les *Eledone* et les *Sepia* jeunes ne contiennent que des Dicyémides à l'état de nématogènes primaires ; les rhombogènes apparaissent seulement quand le Céphalopode a acquis une certaine taille.

HARTMANN suppose que le changement des nématogènes primaires en rhombogènes est dû à la disette, et il attribue cette disette à la pullulation du parasite dans son hôte ; nous verrons ce qu'il faut en penser.

B. *Dicyema truncatum*. — A Roscoff, j'ai constaté une concordance marquée entre l'évolution du *Dicyema truncatum* et celle de la Seiche.

Les Seiches de Roscoff, par leur éthologie et par leurs caractères, me paraissent appartenir, comme l'a supposé CUÉNOT⁽¹⁾, à la forme de *Sepia officinalis* L. désignée sous le nom de *Fischeri* LAFONT. Elles peuvent arriver cependant à une taille plus grande que les représentants de cette sous-espèce observés par CUÉNOT dans le Bassin d'Arcachon, où la coquille des mâles a une longueur maximum de 15 cm. et celle des femelles de 13,5 cm. ; j'ai vu à Roscoff de grands mâles ayant un sépion mesurant de 17 à 18 cm. et de grandes femelles avec un sépion de 17 à 21,7 cm.

Mes conclusions relatives à l'éthologie de ces Seiches ne sont pas définitives, car elles sont basées sur un nombre d'individus encore trop restreint, le personnel de la Station biologique ayant été forcément réduit pendant la guerre. A Roscoff toutes les Seiches se prennent dans la Baie de Penpoull, à la senne, instrument d'une manipulation très fatigante, et seulement lors des marées très basses. Les mâles se pêchent en majorité.

Ces Mollusques sortent de l'œuf dans la Baie de Penpoull en août et en septembre, les œufs étant pondus en juillet et en août.

⁽¹⁾ L. CUÉNOT. *Sepia officinalis* L. est une espèce en voie de dissociation. *Arch. Zool. expér.*, LVI, p. 313, 1917.

Les jeunes, dès leur naissance, gagnent les fonds sableux qui avoisinent les prairies de Zostères auxquelles les pontes étaient fixées ; j'ai pu les observer au commencement de septembre : leur coquille avait une longueur variant de 0,8 à 3 cm.

Comme les pêcheurs assurent qu'il n'y a plus de Seiches à prendre dans la Baie en hiver, nous pouvons admettre que ces Céphalopodes s'éloignent des côtes et se retirent pendant la mauvaise saison dans les profondeurs du large.

Les pêcheurs disent encore que des Seiches commencent à se montrer en mai sur la côte, mais je n'ai pas pu en obtenir avant le 19 juin. Ce jour-là, la senne a ramené de la Baie de Penpoull des Seiches de trois sortes, des Seiches de petite taille, de moyenne taille et de grande taille.

Les Seiches de petite taille avaient un sésion de 5,5 à 7 cm. ; elles n'étaient pas encore entrées dans la période d'activité sexuelle, et je suppose que ces individus devaient être nés au précédent été.

Les Seiches de taille moyenne, à sésion long de 8 à 13 cm., avaient les glandes sexuelles en voie de maturation ; il est probable qu'elles étaient sorties de l'œuf également l'année précédente, mais plus tôt que les petites, ou qu'elles s'étaient trouvées dans des conditions de nutrition plus avantageuses.

Les grandes Seiches avaient un sésion long de 15 à 20,8 cm. Elles étaient en pleine activité sexuelle, les femelles prêtes à pondre. Il est vraisemblable que ces Seiches en étaient à leur deuxième printemps, ou qu'elles étaient plus âgées encore.

A partir du commencement de juillet et jusqu'en octobre, je n'ai plus trouvé que des Seiches de deux catégories, des moyennes et des grandes. Les petites ont peut-être grandi et sont probablement passées dans la catégorie des moyennes.

Les Seiches moyennes ont leurs glandes génitales mûres en juillet ou en août ; dès la fin d'août on ne les trouve plus que vidées, et l'on en pêche encore dont le sésion n'a pas plus de 8 cm. Elles ne grandissent sans doute pas pendant l'époque de la reproduction, mais il semble qu'elles se rattrapent ensuite, car en septembre et en octobre, je n'en ai pas trouvé dont le sésion avait moins de 11 cm.

L'on constate que les grandes Seiches sont en activité sexuelle en juillet et au commencement d'août ; le 1^{er} août, j'en ai encore

pêché d'accouplées (mâle à sépion de 17,7 cm., femelle à sépion de 21,7 cm.) ; mais déjà dans la deuxième quinzaine d'août et *a fortiori* en septembre et en octobre, leurs glandes génitales sont épuisées.

Il semble donc résulter de mes observations, réserves faites de leur état encore fragmentaire et de la possibilité d'immigrations répétées, qu'à Roscoff, *Sepia officinalis Fischeri* LAFONT présente l'évolution biologique suivante : les petits individus nés au milieu de l'été, passent l'hiver dans les profondeurs ; ils reviennent dans la Baie de Penpoull en mai et en juin, y acquièrent leur maturité sexuelle, et se reproduisent à l'âge d'à peu près un an, en juillet et en août, ayant atteint la taille moyenne qui se traduit par un sépion long de 8 à 13 cm. ; ces Seiches ne semblent pas grandir pendant cette période de reproduction, mais leurs dimensions paraissent augmenter en septembre et en octobre, car il est probable qu'elles ne retournent dans les profondeurs que tardivement. L'année suivante, elles reviennent, sous forme de grandes Seiches, fait qui ne semble pas se présenter dans la Baie d'Arcachon, et elles se reproduisent encore ; meurent-elles ensuite, avant l'hiver, nous n'en savons rien.

Dans les toutes jeunes Seiches pêchées au commencement de septembre, le *Dicymema truncatum* ne se trouve qu'à l'état de nématogène fondateur, ainsi qu'on a pu le voir au chapitre I de ce travail, mais pour peu que la taille du sépion dépasse 1 cm., les nématogènes primaires apparaissent déjà, et bientôt l'on n'observe plus que ces derniers. Ce n'est que tout à fait exceptionnellement que l'on trouve de très rares nématogènes fondateurs dans des Seiches moyennes ou grandes, probablement par le fait d'une infection nouvelle.

Les petites Seiches pêchées en juin ne renferment que des nématogènes primaires, et je n'ai pas non plus trouvé d'autres stades en juillet dans les Seiches moyennes les moins grandes encore attardées dans leur maturité sexuelle.

L'on ne trouve en effet de rhombogènes que dans les Seiches moyennes et grandes qui sont dans leur période d'activité génitale, c'est-à-dire en juin et en juillet, avant la ponte ou l'accouplement. Il se produit à ce moment chez *Dicymema truncatum* une véritable épidémie : presque tous les nématogènes primaires, graduellement, au moins dans les grandes Seiches, deviennent des

rhombogènes ; dans les Seiches moyennes, il semble que le phénomène soit moins absolu, et qu'il y ait plus de nématogènes primaires qui subsistent tels quels. Quand un nématogène primaire se transforme en rhombogène, les embryons qu'il renferme encore continuent leur évolution et après leur naissance fonctionnent comme rhombogènes, mais les germes unicellulaires que le nématogène contient, au lieu de devenir des embryons vermiciformes, se transforment, de la manière que nous indiquerons ci-après, en les éléments propres d'un rhombogène.

La production des rhombogènes semble être aussi plus hâtive dans les grandes Seiches que dans les Seiches moyennes, celles-ci étant en retard en général sur celles-là dans la maturation de leurs produits génitaux.

Au commencement d'août, les reins des Seiches moyennes et grandes peuvent offrir encore des rhombogènes, mais l'on voit que ceux-ci sont à leur déclin, les préparations renfermant surtout des nematogènes.

Dans la dernière quinzaine d'août, en septembre et en octobre, l'on chercherait en vain dans les Seiches, quelles qu'elles soient, des rhombogènes du *Dicyema truncatum*. Il n'y a plus que des nématogènes, aussi nombreux que dans les petites Seiches.

Il semble donc bien qu'il y ait coïncidence entre la maturation sexuelle du Céphalopode, et le fonctionnement des Dicyémides comme rhombogènes ayant pour résultat la production d'infusoriformes issus d'œufs fécondés. Il est probable que la transformation du Dicyémide est due au changement qui doit se faire dans le métabolisme de l'hôte par suite de l'évolution de ses produits génitaux qui arrête en même temps sa croissance. Le phénomène a peut-être pour conséquence d'amener la disette pour le Dicyémide, mais s'il y a disette, ce n'est pas à cause de la pullulation du parasite.

En dernière analyse, l'arrivée des Seiches sur le littoral, leur activité reproductrice, la transformation des nématogènes du *Dicyema truncatum* en rhombogènes, ont pour résultat de semer sur les côtes, au commencement de l'été, d'innombrables infusoriformes.

C. *Microcyema vespa*. — Ce que nous venons de dire du *Dicyema truncatum* s'applique presque entièrement à l'Hétéro-

cyémide de la Seiche. *Microcyema vespa* évolue de la même manière, mais la transformation des nématogènes primaires en rhombogènes semble se produire plus tard que pour le *Dicyema truncatum*. Je n'ai trouvé en effet de rhombogènes du *Microcyema* que dans la dernière quinzaine de juillet et dans la première quinzaine d'août, dans des Seiches moyennes ou grandes, dont les reins renfermaient de nombreux rhombogènes déjà très avancés du *Dicyema truncatum*. En juillet, les rhombogènes du *Microcyema* ne contenaient pas encore d'infusoriformes ; je n'ai observé ceux-ci qu'en août. Il me paraît donc que l'évolution du *Microcyema vespa* suit celle du *Dicyema truncatum*, et que l'Hétérocyémide est atteint moins rapidement par le métabolisme de l'hôte.

Le 21 septembre 1916, une Seiche mâle, dont le sépion mesurait 13 cm., renfermait *Microcyema vespa* en culture pure, sans *Dicyema truncatum*, ce que je n'ai jamais observé que cette seule fois. Les préparations contiennent des rhombogènes du *Microcyema* avec infusoriformes complètement développés. L'on ne peut guère attribuer l'apparition de ces rhombogènes à une disette causée par pullulation de parasites, mais l'absence du *Dicyema truncatum* explique peut-être le retard considérable et tout à fait exceptionnel dans leur production.

D. *Dicyema typus*. — Mes observations relatives au cycle évolutif du Dicyémide du Poulpe sont moins complètes que pour les Dicyémides de la Seiche, mais elles me paraissent néanmoins confirmatives.

A Roscoff, *Octopus vulgaris* L. arrive sur la côte un peu plus tard que la Seiche, et en hiver on ne le voit plus.

Les plus petits Poulpes dont j'ai pu disposer pesaient 175 gr., les plus grands 675 gr. Aucun d'eux ne renfermait exclusivement des nématogènes primaires du *Dicyema typus* : j'y ai toujours trouvé des rhombogènes, avec des nématogènes primaires se transformant en rhombogènes, ou des nématogènes primaires ordinaires plus ou moins nombreux.

Les Poulpes étaient en voie de reproduction ; il n'y en avait pas de tout à fait jeunes. Les plus petits avaient très généralement des rhombogènes moins avancés que les plus grands, et

c'est seulement en septembre et en octobre que j'ai observé des nématogènes en grande quantité.

Ces faits semblent pouvoir être mis en parallèle avec ce que nous ont montré les parasites de la Seiche : à Roscoff, les Dicyémides ne deviennent rhombogènes qu'au moment où les Céphalopodes vont se reproduire, et où, pour ce faire, ils s'approchent des côtes. Il en résulte que c'est sur le littoral que sont semés les infusoriformes.

V. — LE RHOMBOGÈNE DU *DICYEMA TYPUS*.

A. Procédés d'investigation. — Pour observer dans le Poulpe à Roscoff la transformation des nématogènes primaires du *Dicyema typus* en rhombogènes, il est nécessaire, comme nous venons de le voir, de s'adresser, dès le début de l'apparition du Céphalopode sur la côte, aux plus petits individus. Plus tard dans l'année, et dans les grands Poulpes, l'on trouve déjà les rhombogènes dans un état plus ou moins avancé, avec infusorigènes gros et compliqués, presque impossibles à déchiffrer.

L'étude des rhombogènes est extrêmement difficile ; la coloration à l'hématoxyline ferrique ne donne pas de préparations bien satisfaisantes, à cause de l'épaisseur des infusorigènes et de la tendance qu'offre le sarcode de leurs éléments à se colorer en masse. Des coupes minces faites dans des fragments de reins du Poulpe peuvent déjà mettre sur la voie, mais j'aurais dû, comme HARTMANN, peut-être renoncer à débrouiller ce qui se passe dans les infusorigènes, sans l'usage, pour la coloration des frottis, après fixation par le liquide de Bouin, de l'hématoxyline d'Ehrlich employée pure pendant plusieurs heures. Ce procédé donne des résultats beaucoup meilleurs que tout ce que j'ai essayé d'appliquer, car il colore fortement les éléments chromatiques, à peine au contraire, mais suffisamment, le sarcode, et il permet de distinguer très bien les limites des cellules.

B. Phénomènes rhombogéniques. — Dans les frottis du rein du Poulpe où l'on trouve les premières phases de la formation des rhombogènes du *Dicyema typus*, l'on constate qu'il y a encore des nématogènes primaires, mais ceux-ci ont pour la plupart un aspect particulier. Ils sont remplis d'un grand

nombre de cellules germes, ou bien ils offrent, outre cette quantité exceptionnelle de germes agames, un ou deux embryons avancés d'individus vermiformes tout au plus.

Il arrive donc un moment où dans les nématogènes primaires, il ne se forme plus de nouveaux embryons, mais où la multiplication des germes s'exagère. C'est là le début de la transformation du nématogène en rhombogène.

Si les nématogènes renferment encore des embryons, ceux-ci, après leur naissance, deviennent directement des rhombogènes, à en juger par les individus très jeunes que renferment les préparations.

L'on peut en conséquence distinguer deux sortes de rhombogènes :

1° Ceux qui résultent de la transformation de vieux nématogènes primaires ; ce sont des rhombogènes secondaires ;

2° Ceux qui procèdent directement des jeunes individus qui viennent de sortir des nématogènes, et qui n'ont pas eu le temps de fonctionner eux-mêmes comme nématogènes ; ce sont des rhombogènes primaires.

Dans les rhombogènes primaires, il y a également multiplication des germes agames, et de très bonne heure, sans formation d'embryons vermiformes, mais cette multiplication est plus restreinte, car elle est bientôt interrompue par une nouvelle particularité qui vient affecter tous les rhombogènes : la différenciation des cellules germes en deux catégories.

Un nombre restreint de ces germes agames, trois, deux, ou même un seul, grandissent et commencent leur évolution en infusorigènes ; les autres peuvent encore, mais dans les grands rhombogènes seulement, se diviser, et ils conservent leur taille initiale.

Le déterminisme de la transformation d'une cellule germe en cellule mère d'infusorigène nous échappe ; tout ce que nous pouvons dire c'est que ces cellules sont plus ou moins rapprochées du noyau de la cellule axiale qui les contient.

Les cellules germes qui ne deviennent pas des infusorigènes, dégénèrent sur place dans la cellule axiale, et disparaissent plus ou moins tardivement. Elles ne meurent en général qu'au fur et à mesure du développement des infusorigènes et de l'envahissement du rhombogène par les infusoriformes. L'on dirait que la

proximité des uns ou des autres exerce sur eux une action nocive, soit par écrasement mécanique, soit plutôt par une concurrence alimentaire qui amène leur inanition.

Ces cellules germes en dégénérescence montrent dans les préparations à l'hématoxyline ferrique des phénomènes bizarres qui me les ont fait prendre à tort pour les mâles des Dicyémides ; le sarcode offre des vacuoles dans lesquelles se trouvent des chromidies qui proviennent du noyau et qui sont parfois expulsées de la cellule ; ces chromidies se groupent souvent d'une manière variée, pendant que le noyau subit une chromatolyse. Les préparations à l'hématoxyline d'Ehrlich démontrent que ces chromidies sont purement végétatives, car elles ne se colorent pas par ce procédé ; la chromatine du noyau se résoud en sphérules qui peu à peu s'effacent, en même temps que la cellule, se rapetissant de plus en plus, finit par disparaître.

La multiplication des germes et l'évolution des infusorigènes ont pour résultat de rendre la cellule axiale plus large et son extrémité antérieure plus obtuse dans le rhombogène que dans le nématogène primaire : le phénomène est amené graduellement, à cause du volume croissant du contenu du rhombogène. Celui-ci est le siège d'une activité physiologique plus intense peut-être que ne l'est celle du nématogène primaire, et cette exubérance vitale est probablement la cause de quelques autres particularités du rhombogène.

L'on observe que les cellules périphériques, même dans les rhombogènes primaires très jeunes, se chargent de ces corpuscules non colorables par les réactifs qui rendent les cellules de plus en plus convexes. Les dits corpuscules ont été considérés comme étant de nature résiduelle, mais il est plus probable qu'il s'agit au contraire de réserves alimentaires.

Presque constamment l'on trouve deux noyaux dans les cellules périphériques, exception faite bien entendu des cellules polaires et parapolaires. Parfois même certaines des cellules du tronc des grands rhombogènes offrent une série de noyaux disposés en file dans le sens de la longueur de l'organisme.

WHEELER et HARTMANN ont observé ces noyaux supplémentaires ; ils ont pensé qu'ils proviennent de cellules germes qui auraient passé de la cellule axiale dans les cellules périphériques. Je ne puis partager cette manière de voir.

Jamais je n'ai constaté le passage supposé ; les noyaux supplémentaires ont d'ailleurs toujours une structure identique à celle du noyau principal, mais ils sont plus petits. Quand il n'y a qu'un noyau dans une cellule périphérique du tronc d'un rhombogène, ce noyau est relativement énorme ; lorsqu'il y en a deux, un grand et un petit, ils sont toujours tout près l'un de l'autre, dans des positions respectivement tout à fait semblables dans les diverses cellules périphériques du rhombogène. Ces noyaux sont parfois contigus dans les jeunes rhombogènes primaires : le petit a l'air d'un bourgeon du grand. Je crois donc que nous nous trouvons en présence d'une multiplication nucléaire par voie directe et inégale, résultant d'une activité nutritive plus grande des cellules périphériques du rhombogène.

La cellule axiale du rhombogène se conduit exactement de la même manière que les cellules périphériques : là aussi nous trouvons, non pas un noyau végétatif, comme dans le némato-gène primaire, mais en outre un certain nombre de noyaux végétatifs supplémentaires, plus petits que le noyau principal. WHITMAN qui a appelé le premier l'attention sur cette particularité, admettait que les noyaux supplémentaires sont produits par les cellules mères des infusorigènes qui expulseraient un globule polaire, le *paranucleus*, lequel deviendrait un noyau végétatif nouveau. Il y aurait donc dans le rhombogène autant de noyaux végétatifs supplémentaires que d'infusorigènes. HARTMANN a fait remarquer, avec raison, qu'il est loin d'en être toujours ainsi ; d'après lui, les noyaux végétatifs supplémentaires proviendraient de la transformation directe de germes agames ordinaires, et non pas des cellules mères des infusorigènes.

J'ai très longuement cherché à élucider ce point essentiel. Jamais je n'ai constaté que les cellules mères des infusorigènes une fois constituées subissaient une division quelconque préalable à leur évolution : le *paranucleus*, admis d'ailleurs assez hypothétiquement par WHITMAN, n'existe pas. Jamais non plus je n'ai vu une cellule germe quelconque devenir un noyau végétatif dans la cellule axiale. Toujours au contraire, j'ai observé, que dans les rhombogènes primaires, très jeunes, lorsqu'il y avait un noyau végétatif supplémentaire dans la cellule axiale, ce noyau, de même structure, mais plus petit que le noyau végétatif principal, était situé tout près de celui-ci ou en conti-

guité avec lui, de manière à faire l'effet d'un bourgeon. J'estime donc qu'il s'agit d'un phénomène identique à celui qui se passe dans les cellules périphériques : une division directe inégale du noyau, et même une multiplication ultérieure, en rapport avec le métabolisme intense de la cellule axiale. La présence fréquente d'un noyau végétatif supplémentaire près de chaque infusorigène peut s'expliquer par l'activité proliférante considérable de ceux-ci.

C. Infusorigène. — La cellule mère de l'infusorigène grossit et arrive à offrir en général un diamètre double de celui d'une cellule germe agame ordinaire. Le noyau émet quelques chromidies

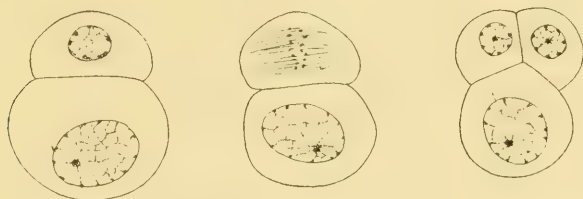


Fig. 25. — *Dicyema typus*, infusorigène, stades normaux à deux et à trois cellules. — G. : 2000.

végétatives dans le sarcode où l'on voit se former une ou deux grandes vacuoles qui finissent par disparaître, le sarcode prenant un aspect homogène qui contraste avec celui des œufs. Le caryosome du noyau est volumineux : on y distingue des corpuscules chromatiques dans un nucléole plastinien. La cellule, qui offre souvent un aspect ovoïde ou même fusiforme, finit par s'arrondir, et elle entre en division.

Le noyau devient excentrique, et la division est inégale : l'on trouve des stades formés de deux cellules, une petite et une grande. La petite cellule se divise à son tour, avant la grande, dans un sens perpendiculaire à la première division (fig. 25).

Le début de l'évolution de l'infusorigène est donc exactement comparable, sauf en ce qui concerne le volume des éléments, à la division d'une cellule germe agame qui donnera un embryon vermiforme : là aussi il y a division en deux cellules inégales, et la petite cellule se divise avant la grande.

Dans le cas de l'embryon vermiforme, la petite cellule fournira

toutes les cellules périphériques de l'adulte, et la grande formera la cellule axiale avec les cellules germes agames.

Pour l'infusorigène, la petite cellule est la cellule mère de toutes les cellules périphériques, mais les cellules périphériques deviendront toutes des ovules; la grande cellule donnera la cellule axiale avec des cellules germes, mais ces cellules germes évolueront toutes en spermatozoïdes.

L'on va voir en effet que l'infusorigène est hermaphrodite, que les cellules périphériques seules constitueront des ovules, et que dans la cellule axiale ne se développeront que des éléments mâles.



Fig. 26. — *Dicyema typus*, infusorigène, stades à deux et à trois cellules. — G. : 2000.

La division de la cellule mère de l'infusorigène en une petite cellule femelle et en une grande cellule mâle est ce que l'on observe le plus fréquemment dans les préparations; nous tenons ce processus pour normal, mais l'on se trouve parfois en présence de stades qui paraissent contradictoires et qu'il s'agit d'expliquer.

C'est ainsi que j'ai observé des embryons d'infusorigènes à deux cellules égales et des embryons à trois cellules qui paraissent procéder d'embryons à deux cellules égales (fig. 26).

Pour comprendre cette apparente anomalie, il faut considérer que l'évolution de l'infusorigène n'est, pas plus que celle d'un embryon vermiforme, comparable à une segmentation: c'est une division dans laquelle les diverses cellules constituées grandissent au fur et à mesure de leur formation, au lieu d'être, comme dans la segmentation véritable de l'œuf en embryon d'infusori-forme, progressivement de plus en plus petites.

Quand il s'agit d'un infusorigène, nous constatons que les deux premières cellules femelles avant de se diviser elles-mêmes, doivent toujours avoir acquis une grosseur déterminée, et qu'il

en est de même pour la cellule mâle. Cette augmentation de taille n'est nullement synchronique pour les éléments femelles et pour l'élément mâle ; il arrive même que l'accroissement de volume des deux premières cellules femelles soit tellement accéléré qu'il se répercute sur la cellule mère de tous les ovules avant sa division : cette cellule mère grossit en conséquence avant la naissance de ses deux cellules filles, et l'on a alors l'apparence d'une division égale de la cellule initiale de l'infusorigène.

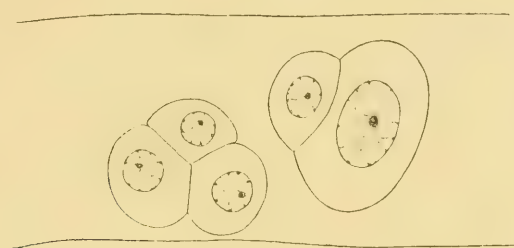


Fig. 27. — *Dicyema typus*, infusorigène, stades à deux et à trois cellules, dans un même rhombogène. — G. : 2000.

L'absence de synchronisme entre le développement de la cellule femelle et de la cellule mâle peut même amener des stades où l'on dirait que c'est la grande cellule de l'embryon qui devient la cellule femelle (fig. 27). Ici la cellule femelle a énormément grossi avant de se diviser, et cela au détriment en quelque sorte de la cellule mâle qui est restée en retard.

L'on trouve d'ailleurs dans les préparations des transitions entre ces divers aspects ; l'on reconnaît en outre la cellule mâle à la nature plus colorable de son sarcode.

Le stade à trois cellules est suivi d'un stade à quatre cellules qui résulte de la division de la cellule mâle (fig. 28). Dans ces embryons, l'on aperçoit deux cellules, ordinairement égales et plus petites, séparées par une ligne droite dans une coupe optique, qui sont les deux premières oogonies ; dans un autre plan, et disposées en croix sur celles-ci se trouvent deux cellules inégales, les deux cellules filles de la cellule mâle primitive. De ces deux cellules, la plus petite, plus ou moins enfoncée dans l'autre, mais toujours bien séparée cependant, est la cellule

mère de tous les spermatozoïdes, la grande est la future cellule axiale de l'infusorigène.

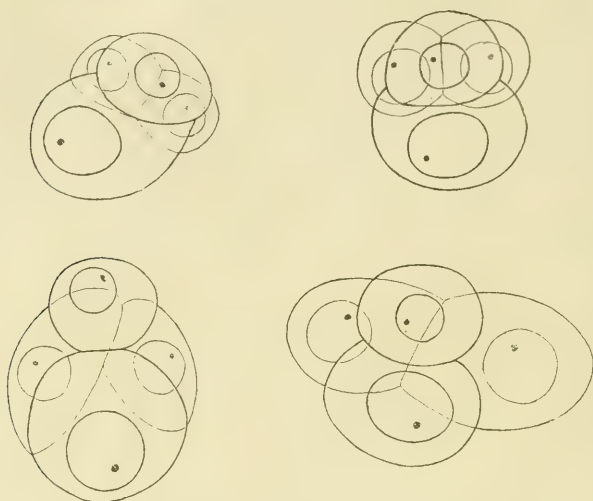


Fig. 28. — *Dicyema typus*, infusorigène, stades à quatre cellules avant l'écartement des deux premières oogonies. — G. : 2000.

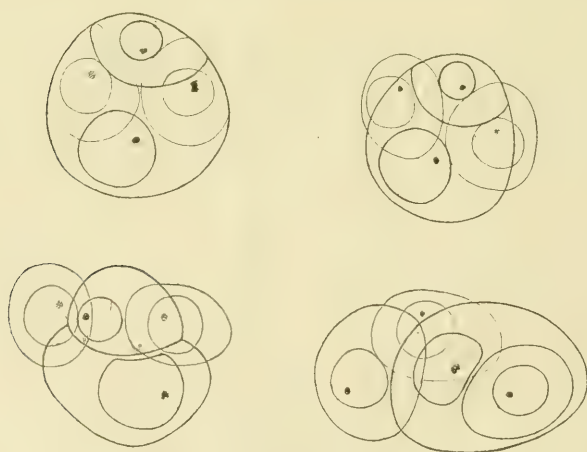


Fig. 29. — *Dicyema typus*, infusorigène, stades à quatre cellules montrant l'écartement des deux premières oogonies et la pénétration de la première spermatogonie dans la cellule axiale. — G. : 2000.

Des stades un peu plus évolués montrent : 1° que les deux premières oogonies s'écartent l'une de l'autre ; 2° que la première

spermatogonie s'enfonce dans la cellule axiale future, en déprime le noyau, et finit par y pénétrer tout à fait (fig. 29).

La suite du développement prouve indubitablement le bien fondé de la signification que nous donnons à ces divers éléments.

Il résulte donc de ces faits que la cellule germe primitive de la cellule axiale ne naît pas dans celle-ci comme l'ont affirmé tous les auteurs, mais qu'elle y entre après s'en être détachée par une division inégale. La cellule axiale est donc une cellule folliculeuse.

Si nous comparons le développement de l'infusorigène à celui de l'embryon d'un individu vermiforme, nous pouvons, en ce qui concerne la cellule axiale, reconnaître une nouvelle identité. La méthode de coloration à l'hématoxyline d'Ehrlich m'a permis en effet de constater, contrairement à ce qu'ont admis les biologistes qui ont étudié les Dicyémides, ou contrairement à ce que j'ai avancé moi-même dans la première partie de ce travail, que la cellule interne de l'embryon d'un nématogène se divise complètement en deux cellules : l'une des cellules, plus petite, est la cellule germe primitive, l'autre, plus grande, est la future cellule axiale. La petite cellule pénètre ensuite dans la grande, qui n'est qu'une cellule folliculeuse où se fait une multiplication des germes.

L'infusorigène semble donc bien être un individu comparable morphologiquement à un nématogène.

Laissant de côté pour le moment les phénomènes qui se passent dans la cellule axiale, voyons ce que deviennent les deux premières oogonies, filles de la petite cellule résultant de la division inégale de la cellule mère de l'infusorigène.

Nous venons de voir que ces deux cellules s'écartent l'une de l'autre ; elles le font jusqu'à venir se placer aux deux extrémités d'un axe transversal perpendiculaire à l'axe primitif longitudinal de l'infusorigène. Cette séparation se fait plus ou moins tôt, plus

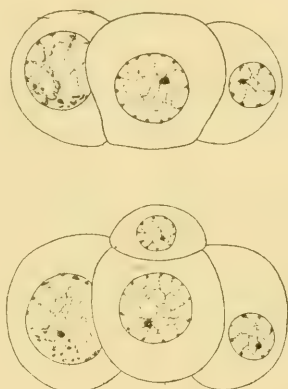


Fig. 30. — *Dicyema typus*, infusorigène, stades à trois et à quatre cellules montrant les deux premières oogonies déjà complètement écartées. — G. : 2000.

ou moins tard, ordinairement après la division de la cellule mâle, mais parfois avant (fig. 30).

L'une des deux premières oogonies prend, et parfois de bonne heure, l'avance : elle se divise toujours avant l'autre (fig. 31).

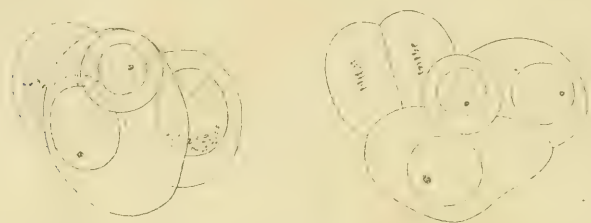


Fig. 31. — *Dicyema typus*, infusorigène, stades à quatre cellules montrant la division de l'une des deux premières oogonies. — G. : 2000.

L'on arrive ainsi à un stade à cinq cellules très fréquent dans les préparations (fig. 32) : la première spermatogonie est entrée dans la cellule axiale ; les deux premières oogonies se sont complètement écartées, et l'une d'elles est déjà divisée en deux, tandis que l'autre est en prophase cinétique. L'axe longitudinal

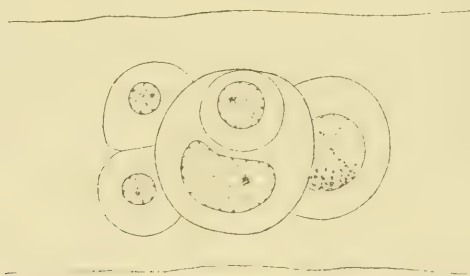


Fig. 32. — *Dicyema typus*, infusorigène, stade à cinq cellules, la première spermatogonie entrée dans la cellule axiale, l'une des deux premières oogonies divisée en deux. — G. : 2000.

morphologique de l'infusorigène, passant par la spermatogonie et par le noyau de la cellule axiale, est toujours disposé perpendiculairement à la longueur de la cellule axiale du rhombogène, et cette position se maintiendra dans tous les stades subséquents.

Nous passons ensuite à un embryon qui offre quatre oogonies, deux de part et d'autre du plan de symétrie, et déjà alors des oogonies grossissent et évoluent en ovules, en même temps que

des oogonies se multiplient (fig. 33). La production des ovules est en effet très précoce ; il peut même arriver qu'un ovule soit



Fig. 33. — *Dicyema typus*, infusorigène, stade jeune montrant des ovules déjà grands et des oogonies. — G. : 2000.

mûr et se détache de l'infusorigène avant que la cellule axiale n'ait fourni de spermatozoïdes, et alors cet ovule dégénère toujours : jamais je n'ai constaté de parthénogénèse.

Les ovules se moulent sur la cellule axiale avec laquelle ils sont en contact par une large surface jusqu'à ce qu'ils soient arrivés à tout leur développement. Il en résulte que le nombre de ceux qui croissent en même temps est limité par l'étendue de la surface de la cellule axiale. Ils ne se forment en effet qu'au fur et à mesure : il y a toujours des oogonies qui attendent, et dans les stades les plus avancés de l'infusorigène, l'on constate encore des divisions cinétiques de celles-ci (fig. 34).

La multiplication des oogonies a pour conséquence un enveloppement plus ou moins complet de la cellule axiale par les cellules périphériques : les deux massifs de cellules femelles situées en principe de part et d'autre de l'axe longitudinal se rejoignent

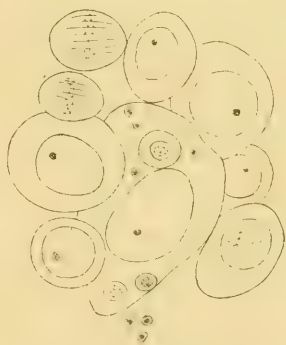


Fig. 34. — *Dicyema typus*, infusorigène, coupe faite dans un stade avancé montrant des cinèses d'oogonies. — G. : 1000.

gnent, et toute trace de la symétrie bilatérale de l'infusorigène peut disparaître.

A la suite des recherches de WHITMAN, tous les auteurs ont admis qu'il y avait deux sortes d'ovules : les uns provenant d'oogonies périphériques, les autres d'oogonies procédant de la cellule axiale. C'est une erreur, qui s'explique d'ailleurs facilement par les difficultés que présente l'étude de l'infusorigène et par le fait que les spermatogonies sont de la même grandeur que les oogonies. Ainsi qu'on va le voir, la cellule axiale ne fournit que des spermatozoïdes.

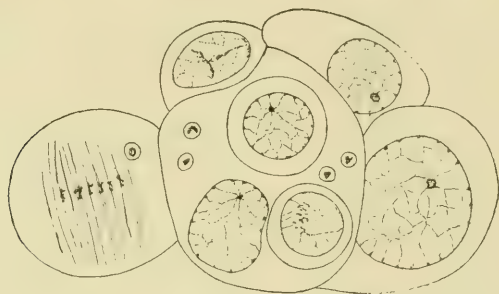


Fig. 35. — *Dicyema typus*, infusorigène, stade jeune avec ovule renfermant un spermatozoïde et montrant la métaphase de la formation du premier globule polaire. — G. : 2000.

WHEELER a été le premier à soupçonner que les cellules situées à la périphérie de la cellule axiale de l'infusorigène et qui donnent naissance aux infusoriformes sont des ovules, car il avait vu les spermatozoïdes. HARTMANN a démontré qu'il en est bien ainsi, en découvrant l'expulsion des globules polaires. J'ai constaté des manifestations de cette expulsion chez tous les Dicyémides que j'ai étudiés.

La figure 35 montre un infusorigène jeune du *Dicyema typus* avec deux ovules à droite, à gauche une oogonie en prophase cinétique et un oocyte de premier ordre : cet oocyte est encore fixé à la cellule axiale ; il renferme un corpuscule tout à fait semblable à d'autres éléments qui se trouvent dans cette cellule axiale : c'est un spermatozoïde. L'oocyte est à la métaphase de la formation du premier globule polaire, la plaque équatoriale offrant des masses chromatiques en nombre moindre de moitié

que le nombre des chromosomes que l'on observe lors de la division des oogonies. Chez *Dicyema typus*, il m'a semblé que les noyaux renferment douze chromosomes, mais il est possible qu'il y en ait davantage.

Nous voyons d'après cette figure que le spermatozoïde passe directement de la cellule axiale dans l'ovule quand celui-ci est encore en contact avec elle ; l'expulsion des globules polaires n'a lieu qu'après cette pénétration.

Il n'est point douteux que le corpuscule qu'on trouve dans l'oocyte et auquel nous venons d'attribuer la qualité de spermatozoïde ne soit bien cet élément.

WHEELER et HARTMANN l'ont admis, tout en s'imaginant que les spermatozoïdes venaient du dehors, croyant même qu'ils sont produits par les infusoriformes ; j'ai vu d'ailleurs, comme HARTMANN, très fréquemment dans les rhombogènes, des œufs renfermant les deux pronuclei, l'un de ceux-ci pouvant montrer tous les passages entre le corpuscule en question et un pronucleus semblable au pronucleus femelle.

C'est bien d'œufs fécondés que proviennent les infusoriformes, c'est bien le spermatozoïde que l'on voit dans les ovules avant l'expulsion des globules polaires ; ce sont les cellules périphériques de l'infusorigène qui produisent les ovules, et c'est dans la cellule axiale de l'infusorigène que se passe la spermatogénèse.

Reprenons en effet maintenant l'étude de l'évolution de l'infusorigène en ce qui concerne la cellule axiale. Nous avons vu que cette cellule axiale a avalé en quelque sorte la petite cellule qui est sa sœur et que nous avons qualifiée plus haut de première spermatogonie. Une fois entrée dans la cellule axiale, et même quelquefois avant d'y avoir pénétré tout à fait, la cellule mère de tous les spermatozoïdes se divise par une caryocinèse normale, et l'on trouve alors dans la cellule axiale, outre le noyau végétatif, deux cellules que la suite du développement prouve être des spermatogonies. C'est ce que montre la figure 36, dans laquelle nous avons sérié les cellules axiales de quatre très jeunes infusorigènes.

Dans la figure 37, nous avons sérié quatre autres cellules axiales en représentant encore tout leur contenu. L'on voit que des deux cellules qui dérivent de la cellule mère, l'une reste au repos pendant que la seconde se divise pour donner deux cellu-

les qui deviennent des spermatocytes de premier ordre. Ces deux dernières cellules restent en effet plus petites que la sper-

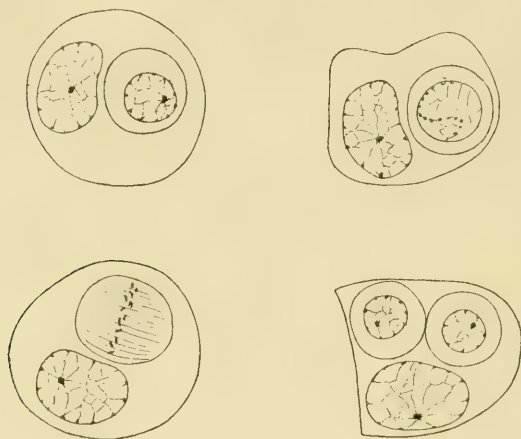


Fig. 36. — *Dicyema typus*, infusorigène, cellules axiales montrant les stades successifs de la division de la première spermatogonie. — G. : 2000.

matogonie qui est leur tante, et l'une d'elles se divise avant l'autre ; l'on remarque immédiatement une profonde différence

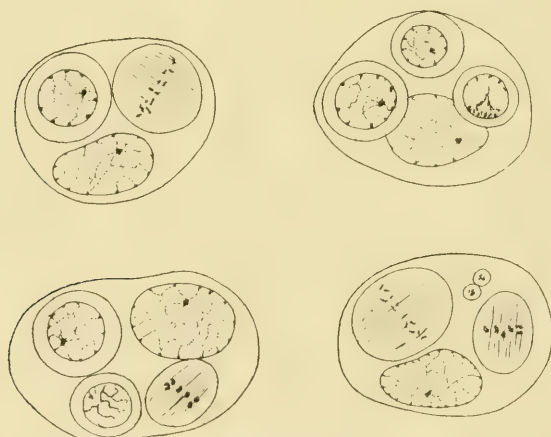


Fig. 37. — *Dicyema typus*, infusorigène, cellules axiales montrant la formation et la division des spermatocytes de 1^{er} ordre. — G. : 2000.

entre l'aspect de la métaphase cinétique de cette cellule et de celle d'une spermatogonie, ce qui se voit très bien dans la qua-

trième cellule axiale figurée dans la figure 37 où les deux cinèses se trouvent précisément en regard l'une de l'autre. Dans la spermatogonie, on observe douze, peut-être quatorze chromosomes, dans le spermatocyte de premier ordre on voit six, peut-être sept, masses chromatiques.

Cette quatrième cellule axiale de la figure 37 renferme, outre le noyau végétatif : 1° la métaphase de la spermatogonie qui était restée au repos pendant que sa sœur donnait deux spermatocytes de premier ordre ; 2° la métaphase du spermatocyte de premier ordre qui s'est divisé le dernier ; 3° deux des quatre spermatozoïdes issus du spermatocyte de premier ordre qui s'est divisé avant l'autre.

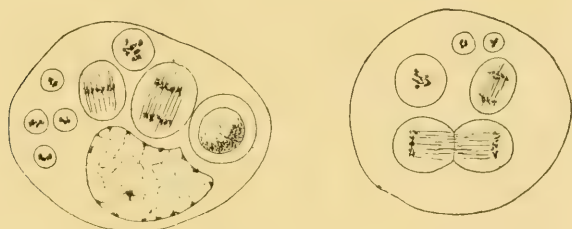


Fig. 38. — *Dicyema typus*, infusorigène, cellules axiales montrant la formation et la division des spermatocytes de 2° ordre. — G. : 2000.

Dans la figure 38, qui représente une partie seulement du contenu de deux cellules axiales d'infusorigènes plus âgés que les précédents, l'on verra presque tous les stades de la formation des spermatocytes de deuxième ordre et leur division en spermatides.

J'ai observé les faits que je rapporte ici un très grand nombre de fois ; ils ne laissent aucun doute sur la nature hermaphrodite de l'infusorigène, ni sur cette conclusion que dans la cellule axiale se passe exclusivement de la spermatogénèse ; jamais en effet je n'ai vu sortir de la cellule axiale un élément quelconque qui aurait pu donner naissance à un ovule ; il ne sort de ce follicule que des spermatozoïdes. La ressemblance des spermatogonies et même des spermatocytes de premier ordre avec des oogonies ainsi que la difficulté de voir ce qui se passe au centre de l'infusorigène, ont été cause de la méprise de tous les biolo-

gistes qui ont admis la production d'oogonies par la cellule axiale.

Nous avons vu que dans les infusorigènes jeunes les oogonies s'empressent d'évoluer en ovules, mais qu'il en subsiste toujours au moins une qui attend avant de se diviser qu'il y ait de la place pour de nouveaux ovules à la surface de la cellule axiale. Le phénomène se continue pendant toute la vie de l'infusorigène, l'oogénèse étant graduelle. Il en est de même pour la spermatogénèse : des deux cellules filles de la première spermatogonie, l'une se hâte de fournir des spermatozoïdes, l'autre se divisant plus tard ; dans la suite, la cellule axiale grandissant avec l'infusorigène, l'on voit évoluer en même temps plusieurs spermatogonies, et le follicule se remplit de spermatozoïdes nombreux, mais quelque vieux que soit l'infusorigène, l'on trouve toujours dans la cellule axiale une spermatogonie de réserve destinée à alimenter graduellement la spermatogénèse.

Dans les grands infusorigènes, l'on voit souvent les divers éléments mâles disposés assez régulièrement du centre à la périphérie de la cellule axiale. Près du noyau végétatif se trouvent les spermatogonies et les spermatocytes de premier ordre, plus loin les spermatocytes de deuxième ordre, et contre la surface, immédiatement en dessous de la couche des ovules, les spermatozoïdes.

Il ne m'a guère été possible, vu la petitesse des éléments, de suivre la transformation des spermatides en spermatozoïdes. Ceux-ci, lorsqu'ils passent de la cellule axiale dans les ovules, se présentent comme des corpuscules arrondis dans lesquels on distingue deux masses chromatiques volumineuses disposées à l'un des pôles suivant deux méridiens opposés ; à l'autre pôle, il y a un petit corps colorable qui est peut-être le centrosome. Ces spermatozoïdes me paraissent ressembler à des spermatozoïdes de Méduses qui seraient dépourvus de queue ; je n'ai pas vu en effet de queue, et il est fort probable qu'il n'y en ait pas. Les éléments mâles ne doivent d'ailleurs pas nager pour arriver aux ovules, ils ne pourraient même pas le faire, s'ils en avaient l'occasion, car en s'engageant dans les vacuoles de la cellule axiale du rhombogène, leur marche serait arrêtée par les travées sarcodiques de celle-ci. Ils passent, comme nous l'avons déjà répété, directement de leur follicule dans les ovules mûrs au

moment où ceux-ci vont se détacher de l'infusorigène ; cependant, là où la cellule axiale de celui-ci est à nu, c'est-à-dire là où elle n'est pas recouverte par des ovules, ce qui peut arriver aux extrémités de l'axe longitudinal morphologique, des spermatozoïdes tombent dans la cellule axiale du rhombogène, mais ils sont toujours en petit nombre, et ils ne tardent pas à entrer en dégénérescence et à disparaître.

Arrivé à son déclin, l'infusorigène présente un aspect caractéristique (fig. 39). La symétrie bilatérale primitive apparaît nette-

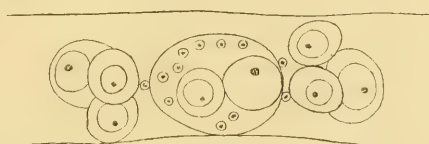


Fig. 39. — *Dicyema typus*, infusorigène à la dernière période de son existence. — G. : 1000.

ment ; les dernières oogonies se détachent sans évoluer en ovules ; la cellule axiale est pleine de spermatozoïdes, et elle renferme encore une dernière spermatogonie. Tous ces éléments sont alors comme frappés de mort, ils dégèrent et ils sont résorbés.

Contrairement à la supposition de WHITMAN, admise par HARTMANN, les infusorigènes ne donnent point naissance *in extremis* à des germes agames producteurs de nématogènes.

VI. — LE RHOMBOGÈNE DU *DICYEMA TRUNCATUM*.

L'étude du rhombogène du *Dicyema truncatum* de la Seiche m'a montré des phénomènes identiques à ceux que j'ai observés chez le *Dicyema typus* du Poulpe ; je me contenterai d'un bref exposé qui pourra servir en même temps de résumé au chapitre précédent.

Dans les nématogènes primaires qui passent au stade de rhombogène secondaire, l'on voit, outre de nombreux germes agames qui dégèreront tous tôt ou tard, des germes qui grossissent et qui évolueront en infusorigènes ; l'on remarque parfois encore la présence d'un embryon vermiforme attardé destiné à devenir un rhombogène primaire (fig. 40).

Dans le rhombogène, les cellules périphériques se chargent de corpuscules que nous considérons comme étant de nature trophique; les deux cellules granuleuses terminales du tronc, si caractéristiques du *Dicyema truncatum*, se remplissent de masses très colorables par les réactifs, faisant l'effet de plaquettes vitellines, et prenant souvent des dispositions bizarres qui font croire à des éléments chromatiques. C'est seulement dans les très grands rhombogènes, chez le *Dicyema truncatum*, que les cellules périphériques du tronc contiennent plusieurs noyaux, conséquence probable d'une division directe du noyau principal.

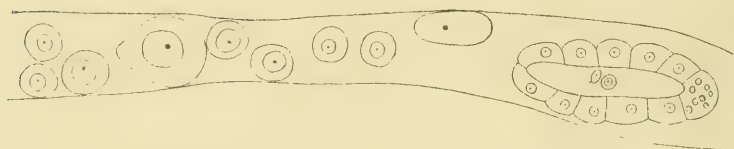


Fig. 40. — *Dicyema truncatum*, partie d'une cellule axiale de rhombogène avec une cellule mère d'infusorigène et un embryon vermiforme. — G. : 600.

La cellule axiale peut renfermer plus d'un noyau végétatif, à la suite d'une multiplication de même nature.

Chaque rhombogène renferme, suivant sa taille, de un à trois infusorigènes, dont la cellule mère se divise en deux cellules inégales, une petite cellule mère de tous les ovules, une grande cellule mâle. Après que la cellule femelle s'est divisée en deux, la cellule mâle donne une petite et une grande cellules. La petite cellule, qui est la première spermatogonie, pénètre dans la grande, laquelle devient la cellule axiale folliculeuse de l'infusorigène.

Les deux premières oogonies s'écartent l'une de l'autre pour venir occuper les deux extrémités d'un axe transversal situé dans la direction de l'axe longitudinal du rhombogène; l'une d'elles se divise avant l'autre. Ainsi se trouvent constitués deux centres de prolifération des éléments femelles: de bonne heure des oogonies évoluent en ovules, mais il en subsiste toujours un petit nombre jusqu'à la fin de l'existence du rhombogène pour alimenter au fur et à mesure l'oogénèse.

Les ovules, dans leur période de croissance, s'appliquent contre la cellule axiale de l'infusorigène; leur développement étant

terminé, un spermatozoïde passe directement du follicule dans l'ovule qui se détache et expulse les deux globules polaires ; l'œuf fécondé se segmente pour donner un infusoriforme.

Dans la cellule folliculeuse axiale, se voient tous les stades de la spermatogénèse. La première spermatogonie donne immédiatement deux cellules dont l'une se divisera pour former des spermatocytes de premier ordre qui sans retard fourniront des spermatozoïdes. La spermatogénèse continue ainsi au fur et à mesure, le follicule conservant toujours au moins une spermatogonie de réserve.



Fig. 41. — *Dicyema truncatum*, partie d'une cellule axiale de rhombogène avec un embryon d'infusorigène normal et un embryon d'infusorigène en dégénérescence. — G. : 600.

L'infusorigène grandit ; quand il est arrivé à son maximum de développement, l'on aperçoit dans la cellule axiale, échelonnées du centre à la périphérie, les diverses étapes de la spermatogénèse, de nombreux spermatozoïdes étant à la surface sous la couche des ovules périphériques. Les spermatozoïdes, qui semblent dépourvus de queue, ont la même structure que ceux du *Dicyema typus*.

L'infusorigène ne produit jamais de germes agames.

Dans une Seiche, j'ai observé une dégénérescence de l'infusorigène qui présente un certain intérêt. Dans la figure 41, l'on voit dans la cellule axiale d'un rhombogène du *Dicyema truncatum* un embryon d'infusorigène normal, et en face de lui se trouve un autre embryon qui présente un aspect inusité. La cellule femelle s'est divisée en un bon nombre de petites cellules dont le noyau est en chromatolyse. Cet infusorigène est frappé de mort, probablement à cause de sa trop grande proximité avec l'autre. Parfois le foisonnement des petites cellules est tel que la cellule axiale est entourée complètement par ces éléments, de sorte que l'embryon prend un faux air d'embryon vermiforme. Ce fait est peut être une preuve de plus que l'infusorigène est bien, comme

l'a avancé le premier WHITMAN, un individu morphologiquement comparable à un nématogène.

VII. — LE RHOMBOGÈNE DU *MICROCYEMA VESPA*.

A. Nématogène primaire. — Dans la première partie de ce travail nous avons montré que le nématogène fondateur de l'Hétérocyémide de la Seiche peut donner naissance à deux sortes d'embryons ciliés ; le plus souvent il produit des embryons arrondis à cellule axiale sphérique qui deviennent des nématogènes primaires ; parfois il donne directement des embryons de WAGENER, en forme de bilboquet et à cellule axiale allongée.

Nous avons constaté que le nématogène primaire engendre dans les très petites Seiches des embryons arrondis et dans les Seiches plus grandes des embryons en bilboquet.

J'avais pensé que l'embryon de WAGENER était le rhombogène du *Microcyema vespa*, mais les matériaux beaucoup plus nombreux que j'ai pu recueillir à Roscoff en 1916 m'ont permis de voir que cet embryon en bilboquet se transforme aussi en nématogène primaire et produit de nouveaux embryons de WAGENER ; c'est ce qu'avait supposé avec raison Ed. van BENEDEN.

Le nématogène primaire peut donc procéder de deux types d'embryons, et il peut aussi, comme le nématogène fondateur, donner naissance aux embryons des deux catégories.

Entre ces deux formes d'embryons, il n'y a que des différences relatives : l'embryon arrondi représente simplement un stade moins évolué de l'embryon en bilboquet ; c'est une forme naissant hâtivement et adaptée à la multiplication du parasite dans les Seiches très jeunes dont les reins, non encore encombrés de Dicyémides, ont une surface peu anfractueuse ; plus tard, quand les sacs rénaux de la Seiche seront devenus plus vastes, que les Dicyémides, surtout le *Dicyema truncatum*, y pulluleront, que la paroi des reins offrira des anfractuosités plus profondes, l'embryon prend une structure plus en rapport avec les difficultés qu'il rencontre pour trouver une place à la surface de l'épithélium.

L'embryon de WAGENER, que j'ai pu observer sur le vivant, est fortement haptotropique ; la touffe de cils raides qui termine

son extrémité antérieure butte contre tous les objets que l'organisme rencontre et tend à s'y enfoncer par le mouvement de progression dû aux cils vibratiles des quatre grandes cellules périphériques. L'épithélium rénal vient-il à être touché, la pénétration de la touffe céphalique a lieu et l'Hétérocyémide est désormais fixé. J'ai constaté parfois l'entrée de l'embryon dans l'une des cellules granuleuses terminales du nématogène primaire du *Dicyema truncatum*, et naturellement alors il ne se développe pas.



Fig. 42. — *Microcyema vespa*, transformation de l'embryon de WAGENER en nématogène primaire. — G. : 1000.

L'embryon en bilboquet se transforme en nématogène primaire en subissant des modifications absolument comparables à celles que nous avons décrites pour l'embryon arrondi ; sa tête se moule à la surface du rein en se gonflant ; la cellule axiale est poussée dans la tête, et elle s'arrondit avant de se déformer (fig. 42). L'organisme, perdant ses cils vibratiles, prend l'aspect d'un tube enveloppé d'un plasmode à dix noyaux ; le tube peut se bifurquer avec la cellule axiale, en s'insinuant dans les anfractuosités du rein, et il prend parfois un aspect aussi fantastique que celui du nématogène fondateur.

La taille de ce nématogène primaire varie beaucoup ; elle est en général plus grande que celle des nématogènes primaires issus de l'embryon arrondi, ou des nématogènes fondateurs. Les germes de la cellule axiale ne produisent jamais d'embryons arrondis, mais bien de nouveaux embryons en bilboquet, et ceux-ci varient de taille avec celle du progéniteur.

B. Rhombogène. — Le nématogène primaire transformé en rhombogène n'offre jamais une multiplication ni des noyaux périphériques ni du noyau végétatif de la cellule axiale. La couche plasmodique périphérique ne semble pas se remplir de corpuscules alimentaires de réserve, vraisemblablement parce que l'organisme se trouve dans des conditions différentes de celles des *Dicyema*. Ceux-ci ont en effet le corps baignant dans l'urine du Céphalopode, et ils ne peuvent se nourrir que par la tête; l'Hétérocymide au contraire, logé dans une anfractuosit 



Fig. 43. — *Microcyema vespa*, cellule axiale d'un rhombog ne secondaire. — G. : 1000.

du rein, est en contact avec l' pith lium r nal par presque toute sa surface, ce qui a pour cons quence que dans les frottis on trouve presque toujours les cellules axiales du *Microcyema* d nud es.

Les noyaux p riph riques et le noyau v g tatif de la cellule axiale sont cependant dans le rhombog ne du *Microcyema vespa* exceptionnellement grands, par rapport   ce qu'ils sont dans le n matog ne primaire; si le noyau de la cellule axiale ne se fragmente pas, c'est probablement parce que le corps ne prend pas la forme d'un tube tr s allong  comme chez les *Dicyema*, et qu'un noyau unique volumineux suffit pour exercer son action sur tout le contenu de la cellule axiale.

Dans cette cellule axiale (fig. 43), l'on observe, comme dans les rhombog nes secondaires des *Dicyema*, des germes de deux sortes.

Il y a, suivant la taille de l'organisme, un nombre plus ou moins grand de cellules germes qui conservent les dimensions ordinaires de celles que contiennent les nématogènes primaires. Ces cellules dégénèrent et montrent les mêmes phénomènes bizarres dont nous avons parlé à propos des *Dicyema*, et qui nous ont fait croire à tort qu'il s'agissait de mâles : émission par le noyau de chromidies végétatives qui sont parfois expulsées dans la cellule axiale et qui s'entourent dans le sarcode de vacuoles faisant

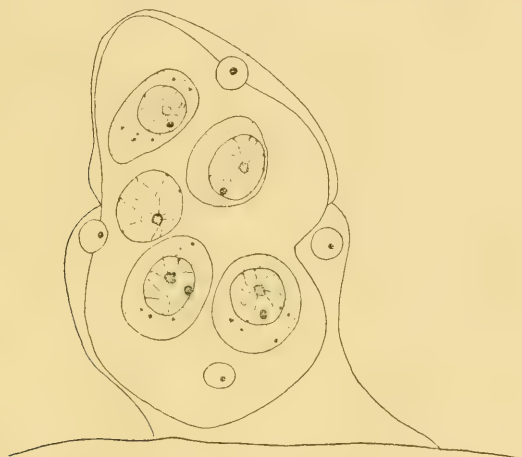


Fig. 44. — *Microcytoma vespa*, rhombogène primaire, fixé à l'épithélium rénal, montrant quatre cellules mères d'infusorigènes et quatre noyaux périphériques. — G. : 1000.

l'effet de minuscules noyaux accessoires : ensuite chromatolyse du noyau est effacement progressif de toute la cellule.

Les autres germes ont pris une taille relativement énorme ; ce sont des cellules mères d'infusorigènes ; quand celles-ci ont terminé leur croissance, leur volume est presque double de celui des ovules. On en rencontre de une à huit, suivant la grandeur du rhombogène, mais il est douteux que toutes se développent en infusorigènes.

Ces grosses cellules, en grandissant, passent par des modifications qui rappellent les phénomènes qu'offrent les petites cellules qui dégénèrent ; leur sarcode montre aussi des chromidies végétatives et une ou deux grandes vacuoles, mais la croissance terminée, le sarcode devient homogène, et il est alors plus colo-

nable que dans une cellule germe ordinaire. Le noyau a pris un aspect caractéristique qui ne permet pas de le confondre avec celui des ovules : très volumineux, il présente, à la périphérie, un gros grain chromatique, et près du centre un nucléole plasmien plus gros encore. Cette disjonction des deux éléments nucléaires ne s'observe pas dans les cellules mères d'infusorigènes chez les *Dicyma*.

Outre les rhombogènes secondaires que nous venons de décrire, l'on rencontre dans les préparations, et plus fréquemment encore, des rhombogènes (fig. 44) dont la cellule axiale



Fig. 45. — *Microcyema vespa*, transformation de l'embryon de WAGENER en rhombogène. — G. : 1000.

ne renferme qu'une, deux, trois ou quatre cellules mères d'infusorigènes, sans germes ordinaires en dégénérescence. Ce sont des rhombogènes primaires, dérivant de l'embryon en bilboquet, et n'ayant jamais fonctionné comme nématogènes. L'on constate en effet que l'embryon de WAGENER peut se transformer directement en un rhombogène, en montrant de bonne heure un développement inusité des noyaux du plasmode périphérique et de la cellule axiale (fig. 45).

J'ai encore trouvé des individus qui sont des rhombogènes, car leur cellule axiale renferme déjà des cellules mères d'infusorigènes, mais où celle-ci présente encore un, deux ou

même trois embryons en bilboquet attardés, souvenir du temps où l'organisme fonctionnait comme nématogène primaire (fig. 46).

Chez le *Microcyema vespa*, comme chez les *Dicyema*, le nématogène primaire se transforme donc en rhombogène secondaire, et il peut y avoir aussi des rhombogènes primaires dérivant directement de l'embryon ; nous avons vu plus haut que ces phénomènes ne se présentent à Roscoff qu'en juillet et en août.



Fig. 46. — *Microcyema vespa*, cellules axiales de rhombogènes avec cellules mères d'infusorigènes et embryons de WAGENER. — G. : 1000.

C. Infusorigène. — Il est probable que l'accroissement des cellules mères d'infusorigènes chez le *Microcyema vespa* doit se faire lentement, et que cette évolution une fois terminée, ces cellules persistent dans cet état pendant longtemps, car j'ai vu dans mes préparations un nombre relativement considérable de rhombogènes renfermant de ces éléments, alors que je n'ai observé que rarement les stades ultérieurs.

Ces énormes cellules donnent bien cependant naissance aux infusorigènes ; bien que je n'aie pas rencontré jusqu'ici la division de la cellule mère, le rhombogène de la figure 47 ne laisse aucun doute à cet égard, car il renferme un embryon d'infusorigène à trois cellules qui dérive manifestement d'un élément semblable au germe qui en est voisin.

Le développement de l'infusorigène est en tout semblable,

dans les premiers stades, à ce que nous avons vu chez les *Dicyema*.

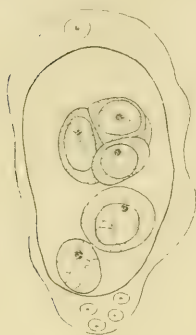


Fig. 47. — *Microcyema vespa*, rhombogène avec une cellule mère et un embryon à trois cellules d'infusorigènes. — G. : 4000.

La cellule mère doit se diviser en deux cellules inégales, comme en témoigne le stade à trois cellules où nous voyons la grande cellule mâle et les deux premières oogonies. Nous trouvons ensuite (fig. 48) un stade à quatre cellules, disposées en croix, comme chez les *Dicyema*, la cellule mère ayant donné une petite cellule, la première spermatogonie, et une grande cellule, la cellule axiale. La première spermatogonie pénètre ensuite dans la cellule axiale, pendant que l'une des oogonies se divise avant l'autre, ainsi qu'on le voit dans le stade à cinq cellules (fig. 49).

Mais ici nous constatons déjà une différence d'avec les embryons de l'infusorigène des *Dicyema* : les deux premières oogonies ne se sont pas écartées l'une de l'autre, et dans la suite nous constatons que la disposition des oogonies en deux massifs situés aux extrémités d'un axe transversal perpendiculaire à l'axe morphologique de l'infusorigène ne s'établit pas.

L'infusorigène n'acquiert pas une symétrie bilatérale : les oogonies avec les ovules constituent un simple manteau plus ou moins circulaire situé au-dessus de la cellule axiale. La raison de cette différence s'explique si l'on réfléchit que chez les *Dicyema* les infusorigènes sont serrés dans un tube étroit et qu'ils ne peuvent se développer que dans le sens de la longueur du rhombogène ; dans le *Microcyema vespa* au contraire, les infusorigènes sont dans un sac plus ou moins spacieux où leur accroissement n'est point gêné par les parois (fig. 50).

À part cette divergence, les infusorigènes du *Microcyema vespa* se conduisent exactement comme ceux des *Dicyema* : de bonne heure des oogonies évoluent en ovules et l'oogénèse se fait au fur et à mesure, des oogonies de réserve se maintenant, sans

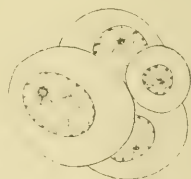


Fig. 48. — *Microcyema vespa*, infusorigène, stade à quatre cellules. — G. : 2000.

entrer dans leur période de croissance, pendant toute la vie de l'infusorigène ; elles se divisent quand la chute des ovules mûrs

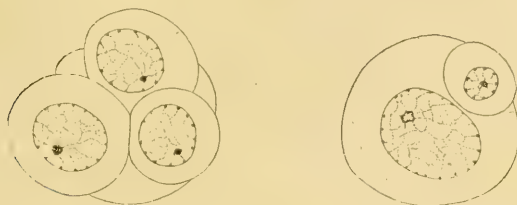


Fig. 49. — *Microcyema vespa*, infusorigène, stade à cinq cellules : à gauche, le plan supérieur avec les trois premières oögonies, à droite le plan inférieur avec la première spermatogonie pénétrant dans la cellule axiale. — G. : 2000.

a fait de la place à la surface de la cellule axiale. C'est en contact avec celle-ci en effet, et principalement à sa périphérie, que les ovules accomplissent leur croissance (fig. 51).

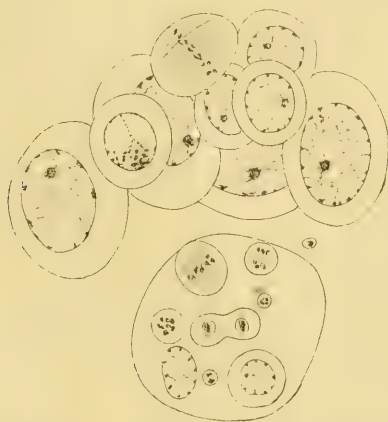


Fig. 50. -- *Microcyema vespa*, infusorigène dont la cellule axiale a été accidentellement séparée du massif formé par les oögonies et les ovules. — G. : 2000.

La cellule axiale est le siège de la spermatogénèse ; si le *Microcyema vespa* avait été connu avant les autres Dicyémides, les auteurs ne seraient probablement pas tombés dans l'erreur de croire que des oögonies provenaient du follicule : les spermatogonies du *Microcyema* sont en effet plus petites que les

oogonies, de sorte qu'il est difficile de les confondre. En con-

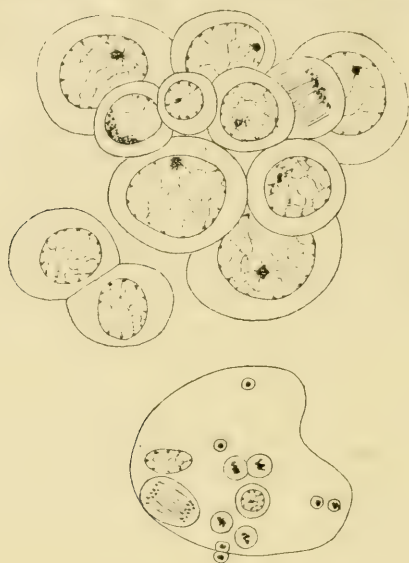


Fig. 51. — *Microcyema vespa*, infusorigène dont la cellule axiale, située en dessous du massif des oogonies et des ovules, a été dessinée à part; à gauche les deux premiers blastomères d'un embryon d'infusoriforme. — G. : 2000.

sultant les figures 50, 51 et 52, le lecteur pourra sérier lui-même toutes les étapes de la spermatogénèse et se convaincre que celle-ci se fait exactement comme chez les *Dicyema*.



Fig. 52. — *Microcyema vespa*, cellule axiale d'infusorigène montrant, outre le noyau végétatif, une spermatogonie en division, un spermatocyte de 1^{er} ordre, un spermatocyte de 2^e ordre en division, deux spermatides encore accolées et quatre spermatozoïdes. — G. : 2000.

Les spermatozoïdes, qui passent directement de la périphérie de la cellule axiale dans les ovules, sont conformés comme ceux des *Dicyema*; l'expulsion des globules polaires commence aussi, après la pénétration du spermatozoïde, déjà avant que l'oocyte de premier ordre ne se soit détaché de l'infusorigène.

J'ai observé les pronuclei, la segmentation de l'œuf et le développement embryonnaire qui aboutit à la production d'un infusoriforme (fig. 53). Celui-ci est conformé

absolument comme celui des *Dicyema*, mais il est notablement plus petit.

L'étude du *Microcyema vespa* nous amène donc à cette conclusion que le groupe des Dicyémides présente une grande uniformité.



Fig. 53. — *Microcyema vespa*, rhombogène avec deux infusorigènes (dont l'un est en dessous du noyau végétatif de la cellule axiale), et des infusoriformes à divers stades d'évolution. — G. : 600.

VIII. — L'HERMAPHRODISME DES DICYÉMIDES.

1. — CAULLERY et MESNIL ayant découvert des Orthonéctides hermaphrodites, ont émis l'idée que les infusorigènes des Dicyémides produisent peut-être à la fois des ovules et des éléments mâles; ils appuyaient évidemment cette hypothèse sur la constatation de la présence des corpuscules que nous avons reconnu être des spermatozoïdes et que WHEELER avait déjà considérés comme tels.

Ed. van BENEDEK avait vu aussi ces spermatozoïdes, mais il les avait pris pour de très jeunes germes d'infusoriformes; il déclare en effet dans son travail fondamental publié en 1876, à une époque où l'on ignorait les faits essentiels de l'oogenèse chez les Animaux, que dans la cellule axiale de l'infusorigène,

qu'il appelait le germigène, les germes se multiplient en diminuant graduellement de taille du centre à la surface ; les plus petits éléments devenaient alors les gros germes périphériques producteurs d'infusoriformes.

WHITMAN découvrit que le germigène d'Ed. van BENEDEN a la valeur d'un individu qu'il nomma infusorigène, qu'il est formé, comme un nématogène, de cellules périphériques et d'une cellule axiale ; il constata que les cellules périphériques évoluent en germes d'infusoriformes, mais il ne s'aperçut pas de l'erreur du savant belge, et il admit l'existence d'une seconde catégorie de germes d'infusoriformes, les germes provenant de la cellule axiale.

WHEELER ne modifia point ces conceptions, mais il avança l'hypothèse que les germes d'infusoriformes sont des œufs fécondés par les corpuscules qui se voient à la surface de la cellule axiale de l'infusorigène ; il admettait cependant que les spermatozoïdes, attirés par un chimiotaxisme de l'infusorigène, proviennent de l'infusoriforme.

Ed. van BENEDEN avait en effet auparavant, dans sa seconde étude sur les Dicyémides, à la suite de la publication du mémoire de JULIN sur les Orthonectides, essayé de démontrer que l'infusoriforme est le mâle des Dicyémides.

Mon illustre maître rejetait ainsi une première conception qu'il avait émise dans son travail fondamental, à savoir que l'infusoriforme propageait l'infection d'un Céphalopode à l'autre : l'infusoriforme résiste en effet pendant plusieurs jours à l'eau de mer, j'ai pu le constater moi-même, tandis que les individus vermiculaires s'altèrent au contraire plus ou moins rapidement lorsqu'ils sont soustraits au liquide rénal. Jadis d'ailleurs, ERDL et KÖLLIKER avaient trouvé des infusoriformes de Dicyémides vivant librement dans la mer, et les avaient rencontrés à la surface de divers Animaux marins, notamment d'Oursins.

KEPPEN et HARTMANN ont cru prouver que l'infusoriforme est bien le mâle des Dicyémides en figurant des individus dans lesquels on aperçoit des éléments qui ressemblent à des spermatozoïdes. HARTMANN déclare cependant qu'il a cru un moment, comme CAULLERY et MESNIL, à l'hermaphrodisme de l'infusorigène, mais qu'il a abandonné les recherches à faire dans cette voie, 1^o parce que l'étude de l'infusorigène est trop difficile ; 2^o parce qu'il n'a

pas observé dans l'infusorigène du *Dicyma macrocephalum* Ed. van BENEDEN de la *Sepiola Rondeleti* LEACH, les corpuscules (en réalité les vrais spermatozoïdes) qu'il a vus dans la cellule axiale des autres Dicyémides et qu'il considère en conséquence comme étant des éléments en voie de dégénérescence ; 3° parce qu'il a découvert ce qu'il croit être des spermatozoïdes dans un unique infusoriforme et que KEPPEL a observé la même chose.

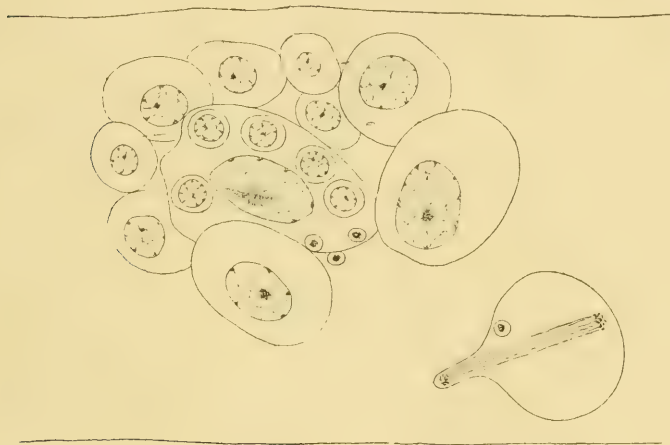


Fig. 54. — *Dicyma macrocephalum*, infusorigène; à droite, œuf fécondé expulsant le 1^{er} globule polaire. — G. : 2000.

Je m'occuperai de l'infusoriforme plus loin; je me contente pour le moment de dire que j'ai constaté l'hermaphroditisme de l'infusorigène non seulement chez les trois Dicyémides que j'ai étudiés à cet égard en détail dans les chapitres précédents, mais encore, en utilisant des préparations mises très obligeamment à ma disposition par M. CAULLERY, chez le *Dicymennea Eledones* de l'*Eledone moschata*, et précisément aussi chez le *Dicyma macrocephalum* de la *Sepiola Rondeleti*, où j'ai parfaitement vu les spermatozoïdes dans la cellule axiale de l'infusorigène (fig. 54).

2. — Si nous ignorions encore que l'infusorigène des Dicyémides n'est pas une femelle, mais un individu hermaphrodite, nous ne pourrions quand même pas croire que l'infusoriforme est un mâle, et parce que nous heurterions à des paradoxes

biologiques, et parce que nous n'en avons aucune preuve réelle.

Si l'infusoriforme était le mâle des Dicyémides, il faudrait admettre, comme est obligé de le faire HARTMANN, que ce mâle émigre du Céphalopode où il est né dans les reins d'un autre individu pour aller y féconder des femelles étrangères. L'on constate en effet que l'urne de l'infusoriforme ne contient jamais rien qui ressemble à des spermatozoïdes avant d'avoir quitté son hôte, et l'on fait alors l'hypothèse que les spermatozoïdes se développent ultérieurement. Mais s'il en était ainsi nous devrions trouver nageant dans les reins des Céphalopodes des infusoriformes avec spermatozoïdes dès l'instant où les infusorigènes abandonnent dans le rhombogène leurs premiers œufs ; or, à ce moment, on ne trouve pas du tout d'infusoriformes dans les Céphalopodes. et lorsqu'ils apparaissent, ce sont des infusoriformes qui viennent de naître sur place : jamais d'ailleurs je n'ai constaté dans un infusoriforme des éléments comparables à des spermatozoïdes.

Malgré les mœurs grégaires des Céphalopodes, le passage des infusoriformes d'un individu à un autre serait un voyage bien chanceux, et que ne justifierait pas le bénéfice de l'amphimixie, puisqu'il y a tant d'organismes hermaphrodites qui ont renoncé à celle-ci, et dont l'espèce ne semble pas s'en porter plus mal.

Si l'infusoriforme était le mâle des Dicyémides, comment expliquer qu'il naît d'un œuf fécondé provenant de la femelle qui elle-même procède d'un germe agame ? Schématiquement le mâle féconderait sa mère ! Et comment aurait commencé ce cycle plutôt vicieux ? HARTMANN essaie de parer à cette difficulté de deux manières. Il suppose d'abord que, historiquement, les premiers mâles ont dû naître d'un germe agame. Il cherche ensuite à prouver qu'actuellement il en est parfois encore ainsi : il représente en effet quelques rares cas où des embryons d'infusoriformes ne semblent pas devoir leur origine au procédé ordinaire, car l'on ne voit pas d'infusorigène dans les Dicyémides considérés, et ces embryons seraient issus, d'après le savant allemand, de germes agames. Mais ce que figure HARTMANN, ce sont des rhombogènes où l'infusorigène a disparu et où se trouvent encore des infusoriformes attardés. Jamais, pour ma part, je n'ai vu un infusoriforme naître autrement que d'un œuf fécondé issu d'un infusorigène.

3. — Après toutes ces hypothèses facilement réfutables, vient la prétendue preuve positive, la présence de corpuscules caudés ressemblant à des spermatozoïdes dans l'infusoriforme, preuve qui a entraîné la conviction de tous les auteurs.

KEPPEN et HARTMANN ont figuré des infusoriformes renfermant de soi-disant spermatozoïdes; HARTMANN n'en a vu qu'un seul, dans une Seiche, et il le considère comme étant venu de l'extérieur.

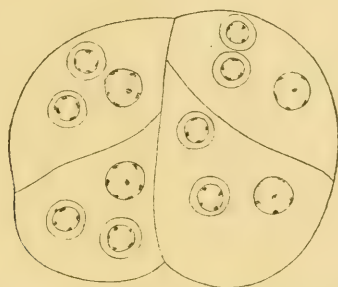


Fig. 55. — *Dicyema typus*, contenu de l'urne de l'infusoriforme. — G. : 3000.

En admettant que ces auteurs ne se soient pas trompés, rien ne prouve que les éléments qu'ils prétendent avoir aperçus dans l'urne soient des spermatozoïdes; il y a moyen de leur trouver une tout autre signification.

Quand les infusoriformes ont terminé leur évolution dans le rhombogène, ils en sortent et on les voit nager en foule dans le liquide rénal; leur urne renferme toujours alors quatre masses dans chacune desquelles on distingue, non pas trois noyaux, comme on l'a cru jusqu'ici, mais un noyau végétatif et deux germes (fig. 55). La coloration à l'hématoxyline d'Ehrlich permet de bien se rendre compte qu'il s'agit de deux petites cellules enrobées dans une grande cellule folliculeuse. Le développement de l'infusoriforme montre que chacun de ces follicules provient d'une cellule qui s'est divisée en deux, l'une des cellules filles étant rentrée dans l'autre et ayant subi une bipartition.

L'infusoriforme emporte donc dans la mer quatre follicules dont le sort nous est inconnu. Qu'il ne transmette pas l'infection d'un Céphalopode à l'autre, comme l'avait supposé d'abord Ed. van BENEDEX, c'est un fait certain, puisque nous avons vu

dans la première partie de ce travail que c'est un individu orthonectiforme qui amène le parasite dans les reins des Céphalopodes ; comme ce fondateur ne naît jamais dans ceux-ci, il doit provenir d'un premier hôte encore à découvrir. D'autre part, la structure des follicules de l'infusoriforme ne nous permet pas de les considérer comme pouvant se développer directement en cette forme initiale.

Mais il nous est permis de comparer l'infusoriforme, né d'un œuf fécondé, à la larve qui provient de l'œuf fécondé chez les Orthonectides. Celle-ci transporte dans un hôte de nombreux germes unicellulaires évoluant, comme l'ont montré CAULLERY et LAVALLEE, en « plasmodes », d'où sortent des Orthonectides adultes qui se reproduisent dans la mer. Nous pouvons supposer que l'infusoriforme transporte dans le premier hôte inconnu des Dicyémides des germes d'où procèdent, par l'intermédiaire de « plasmodes », les individus orthonectiformes qui entrent dans les reins des Céphalopodes.

Or, en examinant les dessins de CAULLERY, l'on s'aperçoit que ce n'est pas seulement un amas de germes qui se trouve contenu dans la larve de l'Orthonectide ; il y a un noyau plus volumineux que ceux des germes, noyau signalé d'ailleurs par CAULLERY et LAVALLEE ; ce noyau est très probablement celui d'une cellule végétative qui doit être un follicule renfermant les nombreux germes microscopiques transportés par la larve de l'Orthonectide. Ajoutons ceci : ce que tous les auteurs appellent plasmode chez les Orthonectides, est vraisemblablement aussi un follicule, avec noyaux végétatifs et cellules germes.

Il semble n'y avoir qu'un follicule dans la larve des Orthonectides : il y en a quatre dans l'infusoriforme des Dicyémides, chacun d'eux ne renfermant que deux germes à la sortie du Céphalopode. Ne serait-il pas étrange que le parasite n'apportât à son hôte qu'un aussi petit nombre de germes, et n'est-il pas légitime de supposer que dans les quatre follicules, pendant le voyage de l'infusorigène en mer, les deux germes se multiplient, d'autant plus que les cellules qui enveloppent l'urne renferment de nombreux granules qui semblent bien être de nature trophique ? La présence de quatre follicules est déjà un indice que l'infusoriforme doit apporter un grand nombre de germes au premier hôte des Dicyémides.

Dès lors, les soi-disant spermatozoïdes vus par KEPPEN et par HARTMANN dans un nombre infime d'infusoriformes qui s'étaient probablement égarés dans des Céphalopodes sont peut-être ces germes agames. Qu'ils aient une queue comme des spermatozoïdes, cela ne fait rien, cela laisse supposer simplement qu'ils doivent nager à la sortie de l'infusoriforme.

Pour ma part, je n'ai jamais voulu considérer l'infusoriforme comme étant le mâle des Dicyémides, mais je me suis trompé en prenant un moment pour des mâles les germes agames qui dégénèrent dans les rhombogènes. Il n'y a pas de mâles chez les Dicyémides : seuls CAULLERY et MESNIE étaient dans le vrai en supposant que les infusorigènes sont hermaphrodites.

4. — Nous avons vu qu'au moment où les Céphalopodes entrent dans leur période d'activité sexuelle, les Dicyémides font de même : les cellules germes cessent de se développer en nouveaux nématogènes agames et un certain nombre d'entre elles s'accroissent et évoluent en infusorigènes hermaphrodites qui ne sortent pas du nématogène transformé en rhombogène.

Par son développement, l'infusorigène se montre l'équivalent morphologique d'un individu nématogène, car une première bipartition donne une petite cellule mère de toutes les cellules périphériques, et une grande cellule ; celle-ci se divise aussi en deux éléments inégaux : la petite cellule rentre dans la grande et s'y multiplie, la grande cellule constituant la cellule axiale qui est un follicule.

Mais dans l'infusorigène, les cellules périphériques, restent indifférentes, et au lieu d'évoluer en cellules ciliées, elles deviennent des oogonies ; les cellules germes du follicule, au lieu de se développer en embryons vermiformes, deviennent des spermatogonies.

Une autre différence entre l'infusorigène et le nématogène consiste en ce que les cellules périphériques de l'infusorigène ne sont pas, comme dans le nématogène, en nombre limité ; elles continuent à se multiplier et à fournir de nouveaux ovules pendant toute la vie rhombogénique. Elles ne forment pas non plus une couche continue autour de la cellule axiale : nous avons vu que dans les tubes allongés des *Dicyema*, les infusorigènes se placent en travers et les oogonies forment deux massifs, deux pôles de prolifération, qui peuvent se rejoindre ; chez le *Micro-*

cyema vespa, il n'y a qu'un seul massif d'oogonies superposé à la cellule axiale, dont l'une des faces reste découverte ; chez le *Dicyemenea Eledones*, il y a plusieurs pôles de prolifération des oogonies autour de l'infusorigène (fig. 56).

Les ovules subissent leur croissance au contact de la cellule axiale de l'infusorigène en se moulant sur celle-ci, les oogonies étant en général dans la zone externe des éléments périphériques. Il semble bien par conséquent que c'est du follicule que les ovules reçoivent leur alimentation et que la cellule axiale de l'infu-

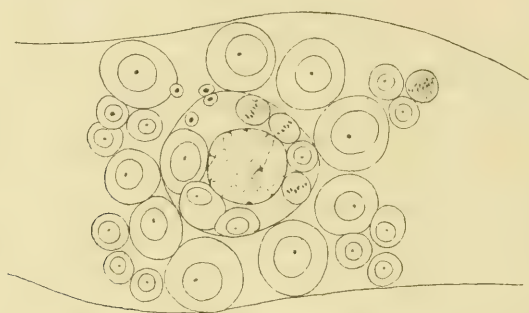


Fig. 56. — *Dicyemenea Eledones*, infusorigène. — G.: 1000.

sorigène, comme celle d'un némátogène, est nourricière non seulement des cellules qu'elle contient, mais encore de celles qui la recouvrent.

Nous observons dans la cellule axiale toutes les phases d'une spermatogénèse typique de Métazoaire, procédant du centre à la périphérie, les spermatogonies étant contre le noyau, les spermatozoïdes se formant à la surface, d'où ils peuvent passer directement dans les ovules mûrs, immédiatement avant l'expulsion des globules polaires.

Les spermatozoïdes sont de petits corpuscules arrondis, ressemblant à la tête des spermatozoïdes de Méduses ; ils sont dépourvus de queue, n'ayant pas à nager pour parvenir aux éléments femelles.

Nous avons affaire ici au plus strict hermaphrodisme : les spermatozoïdes d'un infusorigène ne fécondent que les ovules provenant du même infusorigène.

La fécondation nous apparaît donc chez les Dicyémides comme

un phénomène qui n'a pas pour résultat de mêler des tendances héréditaires différentes, mais qui permet la segmentation d'une cellule volumineuse chargée de réserves alimentaires pour l'embryon. Les germes agames sont ou bien beaucoup plus petits que les ovules, ou bien, lorsqu'il s'agit de cellules mères d'infusorigènes, presque aussi gros et même encore plus gros, mais dans tous les cas ces cellules ne renferment pas de vitellus, et elles ne se segmentent pas : elles se divisent simplement en deux cellules inégales.

L'œuf fécondé évolue en un infusoriforme qui, comme l'infusorigène, subit tout son développement, sauf peut-être en ce qui concerne les germes qu'il contient, dans le rhombogène ; mais à l'encontre de l'infusorigène, qui est alimenté par le rhombogène, l'infusoriforme n'est point tributaire de ce dernier, puisqu'il trouve toute sa subsistance dans le vitellus de l'œuf de la segmentation duquel il provient.

Malgré les apparences, tout ceci est conforme à ce que présentent les Orthonectides. Rappelons-nous que la partie du cycle évolutif des Dicyémides qui se passe dans les reins des Céphalopodes débute par un individu venant de l'extérieur et ayant la structure générale d'un Orthonectide : ce nématogène fondateur au lieu de se reproduire sexuellement, par adaptation au parasitisme dans un nouvel hôte, donne de nombreuses générations agames spécialisées jusqu'au moment où, avec l'infusorigène, reparait la fécondation. L'infusorigène peut être comparé à la génération sexuée ou hermaphrodite des Orthonectides ; or, de même que l'infusorigène, cette génération finale de l'Orthonectide n'est pas directement parasite de son hôte : elle naît dans un follicule (le « plasmode »), comme l'infusorigène se développe dans le follicule (la cellule axiale) d'un rhombogène. De même encore, la larve de l'Orthonectide n'est point parasite : elle provient d'un œuf fécondé, comme l'infusoriforme, et ces deux organismes vivent de leurs réserves.

La seule différence éthologique, mais elle est importante, est que l'infusorigène ne quitte pas son follicule, dans lequel se fait aussi le développement de l'infusoriforme, tandis que l'Orthonectide va se reproduire dans la mer, et que ses œufs évoluent en larves dans son corps. C'est-à-dire que chez l'Orthonectide le cycle évolutif comprend deux voyages successifs en mer, celui

de l'adulte et celui de la larve, alors que chez les Dicyémides, le premier voyage a été supprimé, l'infusoriforme seul quittant l'hôte, le liquide rénal n'étant peut-être pas un milieu convenant à l'infusorigène. Celui-ci ne sortant pas du rhombogène, a donc pu subir une simplification de structure, rester embryonnaire, et abandonner ses œufs dans le follicule rhombogénique, substitué à son propre organisme.

5. — Sans vouloir entrer pour le moment dans une discussion approfondie sur les affinités des Dicyémides, insistons cependant sur l'erreur que l'on commettrait en voyant dans leur hermaphrodisme un argument pour les rapprocher des Trématodes. Outre le fait que l'hermaphrodisme se présente dans les deux groupes morphologiquement avec des caractères très différents, il est nécessaire de bien se rendre compte que ce n'est point sur les Dicyémides qu'il faut s'appuyer pour découvrir l'origine de la catégorie naturelle qu'ils forment avec les Orthonectides, mais bien sur ces derniers. Les Dicyémides nous apparaissent en effet comme étant très probablement des types très spécialisés d'Orthonectides : or il y a chez ceux-ci des formes sexuées, et comme l'hermaphrodisme, suivant la loi de PELSENEER, est toujours secondaire chez les êtres vivants, c'est à un organisme sexué et vivant librement dans la mer à l'état adulte, que nous devons rattacher tout le groupe.

Des faits nouveaux qui ont été consignés jusqu'ici dans ce travail, il en est un qui pourrait jeter vraisemblablement quelque lumière sur l'ascendance de l'ensemble Orthonectides + Dicyémides. C'est la pénétration dans une cellule folliculeuse d'une cellule germe sœur et le développement d'embryons dans ce follicule. METSCHNIKOFF a en effet observé dans les Narcoméduses temporairement parasites des genres *Cunina* et *Cunoctantha* que les gonocytes non encore différenciés se divisent en deux cellules : l'une de celles-ci pénètre dans l'autre qui constitue une cellule folliculeuse devenant amiboïde et nourrissant l'embryon qui résulte de sa compagne. Il y a peut-être là un argument qui vient s'ajouter à la ressemblance des Orthonectides avec la *planula* des Coelentérés pour nous faire considérer les prétendus Mésozoaires comme descendant d'Hydrocnidaires.

LE VENIN
ET L'ÉVOLUTION PARALYSANTE
chez les
HYMÉNOPTÈRES PRÉDATEURS

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

- I. LA NON-PRÉCISION ANATOMIQUE DES COUPS D'AIGUILLON. — La Théorie de FABRE combattue par les faits. — Expériences de RABAUD sur *Melinus arvensis*. Observations anciennes de MARCHAL, FERTON, ADLERZ sur les Aminophiles. Mes observations personnelles sur la multiplicité des coups d'aiguillon chez les Euménides.
- II. ACTION PAR DIFFUSION DU VENIN SUR LES PROIES. SA DÉMONSTRATION EXPÉRIMENTALE. — Expériences de G. et E. PECKHAM sur le Venin de Poliste, de Vespa, de Pélopée. Mes expériences personnelles sur le Venin de Poliste et de Vespa. Expériences d'Et. RABAUD. Exposé d'expériences nouvelles sur le Venin de *Bombus lapidarius* et d'*Apis Mellifica*.
- III. ACTIONS SIMILAIRES DU VENIN CHEZ LES PARALYSEURS ET LES NON PARALYSEURS. — Double aspect de l'action du Venin sur les proies : action paralysante et action conservatrice *post mortem*. Identité d'action du Venin chez les Vespides solitaires paralyseurs et les Vespides sociaux non paralyseurs. L'évolution et la transformation des habitudes paralysantes chez les Vespides sociaux : remplacement de l'aiguillon par les mandibules. Ses raisons individualistes. Similitude d'action du Venin des Apides et du Venin des Sphégides. Identité d'origine possible entre les deux groupes. Absence de faits concernant la filiation des habitudes.
- IV. L'ADAPTATION DU VENIN A LA PROIE ET L'ÉVOLUTION PARALYSANTE. — Variation dans les propriétés du venin suivant les types de Paralyseurs. Variations dans l'activité du venin suivant les proies. L'adaptation progressive du venin à la proie et la sélection des affinités des Prédateurs.
-

Introduction

Le merveilleux dont les captivants récits de FABRE ont entouré l'histoire des habitudes éducatrices des Guêpes paralysantes a longtemps exercé sur les esprits une séduction telle qu'elle a entravé tout essai de compréhension normale du mécanisme physiologique de ces habitudes et de leur signification réelle. Dominés par la notion artificielle d'une précision anatomique fondamentale relative à l'emploi de l'aiguillon, d'un art paralyseur inné au service d'un admirable instinct maternel, dont la sollicitude procure aux larves les proies vivantes immobilisées par les lésions nerveuses nécessaires, les observateurs ont, pendant longtemps, négligé d'asseoir leur documentation sur des données biologiques plus rationnelles en contrôlant les faits dans le détail.

A l'heure actuelle il n'en est plus ainsi. Les documents rassemblés depuis une vingtaine d'années par différents auteurs ont fait justice des conceptions merveilleuses de l'illustre observateur des insectes, en ramenant la question sur un terrain plus positif, mais plus solide. J'ai déjà eu l'occasion, dans un Mémoire récent consacré à l'Instinct des Hyménoptères Prédateurs ⁽¹⁾, en partant d'observations faites sur les guêpes africaines, d'insister sur l'évolution des idées en cette matière et d'exposer les principaux faits qui permettent d'orienter de manière plus logique la conception de l'Instinct chez ces Insectes.

Et. RABAUD vient de fournir une intéressante contribution à la question par ses études sur l'Instinct Paralyseur des Hyménoptères vulnérants et ses notes sur *Mellinus arvensis* ⁽²⁾. Je voudrais ici montrer comment ces observations se rattachent au faisceau de faits déjà réunis sur le même sujet par différents auteurs et insister à nouveau sur les données biologiques qui doivent permettre de comprendre, sous son véritable jour, l'évolution des Habitudes Paralysantes chez les Hyménoptères Prédateurs.

⁽¹⁾ Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la Vie Sociale et l'Évolution de l'Instinct Maternel chez les Vespides. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 10^e série, n° 4, 1916.

⁽²⁾ *C. R. Acad. Sciences*, t. 165, p. 680, 10 nov. 1917 et *Bull. Biol. France et Belgique*, 7^e série, t. LI, 25 nov. 1917.

Les manifestations essentielles de ces Habitudes sont liées à l'utilisation de la sécrétion venimeuse pour l'attaque et la conservation des proies de faible taille. Selon toute apparence cette utilisation, surtout en ce qui concerne les larves, n'a pas été voulue, mais fortuite. Comment s'enchaînent les faits, comment l'aiguillon, organe de défense, devient-il l'instrument merveilleux qui approvisionnera les larves de proie vivante, comment ensuite son rôle éducateur sera-t-il désappris par les Guêpes sociales, c'est ce que je m'efforcerai de retracer dans les différents chapitres de cette Etude, en restant constamment dans le domaine des observations actuellement acquises. On verra que les faits se relient les uns aux autres de manière suffisamment claire et rationnelle pour que le merveilleux soit désormais exclu de cet enchaînement d'habitudes. La science y gagnera, au surplus, grâce à l'orientation nouvelle imprimée aux recherches.

I. — LA NON-PRÉCISION ANATOMIQUE DES COUPS D'AIGUILLON

Il est facile-tout d'abord de réfuter l'ancienne conception de FABRE relative à l'emploi précis de l'aiguillon, contre les centres nerveux des victimes, par les Paralyseurs. Dans son Etude sur l'Instinct du *Mellinus*, Et. RABAUD s'est particulièrement attaché à faire ressortir l'incertitude maîtresse des actes de cet Hyménoptère, et leur conditionnement absolu par les circonstances d'attaque et le mode de présentation de la proie. Analysant de façon minutieuse les agissements de *Mellinus arvensis*, lorsque cette Guêpe s'efforce de paralyser une Mouche, il constate que les coups d'aiguillon de l'Insecte sont donnés au hasard : le dard pénètre là où il peut, d'une manière plus ou moins heureuse, et ce sont les mouvements même de la victime qui décident de la répétition ou de la suspension des piqures. Les mouvements de l'abdomen du paralyseur pour frapper la victime ne s'arrêtent point, en effet, après une seule piqure, *mais ils continuent aussi longtemps que la mouche se débat*.

Ainsi, à l'ancienne conception de FABRE qui suppose, dans le déterminisme du coup d'aiguillon, une « précision merveilleuse », un art infailible et inné de l'emploi du dard contre les ganglions nerveux, s'alliant à une connaissance anatomique

exacte de la localisation de ces derniers, Et. RABAUD oppose, avec raison, l'imprécision essentielle du coup d'aiguillon : Le rôle paralyseur souverain est dévolu au venin qui est instillé dans le corps aux points de pénétration du dard et diffuse ensuite rapidement dans toute l'étendue des organes.

Cette notion s'ajoute aux observations similaires qui ont été faites sur d'autres Hyménoptères prédateurs.

Différents auteurs, MARCHAL, G. et E. PECKHAM, FERTON, ADLERZ, etc., ont déjà fait justice de la fameuse « Méthode des Ammophiles » de FABRE, en montrant que chez ces Guêpes il n'existe aucune précision rigoureuse dans le nombre et la localisation des piqûres ; la répétition des coups d'aiguillon de ces paralyseurs est subordonnée aux mouvements de la proie. Si ceux-ci sont abolis après quelques piqûres, l'Ammophile cesse de faire agir son aiguillon et emporte sa provende au nid ; mais si l'excitabilité de la proie se montre encore fortement conservée, l'insecte recommence les piqûres jusqu'à ce que la paralysie soit complète.

Dans le Mémoire que j'ai consacré aux Guêpes africaines de la tribu des Euménides, je me suis également attaché à démontrer que la précision anatomique des coups d'aiguillon n'existait nullement dans ce groupe de Vespides, bien que l'art paralyseur atteigne ici à une perfection au moins aussi grande que chez les Ammophiles, et peut-être même représente le terme le plus élevé qu'aient atteint les Paralyseurs dans cette catégorie de manifestations biologiques. Mes recherches qui ont porté, non pas sur une espèce unique, mais sur une dizaine d'espèces appartenant à des genres divers, fournissent à la question un document solide. Or, le relevé des traces laissées par les coups d'aiguillon sur le corps des chenilles paralysées recueillies dans les nids de ces guêpes, témoigne manifestement, comme on peut s'en rendre compte par l'examen des figures données, que les piqûres paralysantes sont portées par les guêpes en nombre extrêmement variable et sans localisation anatomique définie. La dissection montre, d'après l'emplacement des piqûres, que les ganglions ne sont pour ainsi dire jamais atteints directement par le dard, qui ne les vise pas spécialement d'ailleurs. En me basant sur les vestiges extérieurs des piqûres, et reconstituant d'après ces seules données, par la pensée, le mode d'attaque

des guêpes auquel je n'ai point directement assisté, j'ai pu écrire que « suivant le mode de résistance de la chenille, sa tendance plus ou moins grande à l'enroulement, *les coups d'aiguillon sont portés au hasard, jusqu'à ce que la proie ne se défende plus.* »

C'est exactement la conclusion à laquelle, d'autre part, arrive Et. RABAUD, par l'étude à l'état vivant du comportement du *Mellinus* lorsqu'il cherche à paralyser une mouche : « *les coups d'aiguillon continuent aussi longtemps que la mouche se débat* ». On remarquera la coïncidence des résultats.

D'après cet ensemble de faits, il est clair que l'ancienne conception merveilleuse de FABRE ne résiste pas à la discussion. La précision des coups d'aiguillon, par rapport aux centres nerveux, n'est guère manifeste que chez des types à système ganglionnaire condensé (araignées, mouches, etc.). Aussi bien n'est-ce là qu'un phénomène secondaire dans l'action paralysante. Le fait capital c'est l'instillation du venin dans le corps. C'est le venin qui doit avoir le premier rôle, dès l'instant où la lésion directe des centres n'est plus réalisable.

Examinons maintenant comment l'expérience démontre en effet l'action paralysante du venin par diffusion et son rôle manifeste dans l'immobilisation des proies recueillies par les Prédateurs.

II. — ACTION, PAR DIFFUSION, DU VENIN SUR LES PROIES.

Sa démonstration expérimentale

Dans l'idée de FABRE, l'immobilisation des victimes par les Hyménoptères paralyseurs suppose, comme on le sait, la piqure directe des ganglions et par suite, avant tout, la lésion traumatique de la substance nerveuse : En tous points où le dard pénètre l'anatomie révèle l'existence d'un ganglion ».

La part laissée, dans ces conditions, à l'action neurotoxique du venin agissant après instillation en un point quelconque du corps, par diffusion générale, n'est même pas soupçonnée. A l'heure actuelle, cette manière de voir ne saurait plus survivre et différents auteurs en ont fait également justice.

Il résulte en effet très clairement déjà, des observations rappé-

lées plus haut de MARCHAL, d'ADLERZ, de FERTON sur les Ammophiles, que l'immobilisation des proies par ces Paralyseurs est obtenue essentiellement par l'instillation du venin dans le corps et sa diffusion jusqu'aux centres nerveux, et nullement par la piqure directe de ces centres. Mais ce sont surtout les PECKHAM qui, à la suite de leurs longues et patientes observations portant sur 45 nids de guêpes fouisseuses, ont développé cette idée si rationnelle et l'ont les premiers soumise au contrôle expérimental.

Ces auteurs américains se sont proposé de déterminer quelle est l'action du venin des guêpes lorsqu'il est injecté dans différentes parties du corps de victimes diverses. Ils ont tout d'abord expérimenté quelle pouvait être cette action, lorsque le venin est instillé très loin du système nerveux central. Une écrevisse piquée à la base de la première paire de pattes ambulatoires par un Poliste (*P. fusca*) s'est montrée presque immédiatement atteinte dans ses mouvements et en partie paralysée. Elle est morte au bout de trois heures. Mêmes résultats avec le venin d'un Pélopée (*P. cémentarius*). L'expérience a été répétée plusieurs fois dans les mêmes conditions.

Une grosse araignée (*Epeira strix*) atteinte au fémur de la seconde paire de pattes par l'aiguillon d'une guêpe, reste incapable de se mouvoir de 9 heures du matin à 5 heures de l'après-midi, puis elle recommence à se déplacer avec quelques difficultés. Le lendemain la paralysie est plus accusée; la mort survient le troisième jour, mais, le huitième jour, malgré une température extérieure élevée, l'araignée reste encore fraîche et en parfait état de conservation.

Une autre araignée, *E. labyrinthica*, piquée par *Polistes fusca* dans la partie dorsale moyenne de l'abdomen, reste complètement paralysée jusqu'au jour suivant où elle meurt. Huit jours plus tard le corps de l'araignée montre encore une bonne conservation; les pattes ont conservé leur flexibilité.

Une troisième araignée *Marptusa familiaris* est piquée aux filières par *Polistes cémentarius*. L'araignée est immédiatement paralysée mais au bout de 5 minutes elle recouvre légèrement sa motilité. Une nouvelle piqure lui redonne une paralysie définitive qui aboutit après trente minutes à la mort.

Une expérience très nette a été également effectuée avec une

chenille par les PECKHAM. La chenille ayant été piquée au dernier segment du corps par une *Vespa maculata*, l'action paralysante s'est manifestée immédiatement dans cette région, mais n'a pas tardé à envahir également la partie antérieure. La paralysie, totale le lendemain, s'est conservée jusqu'au quatrième jour.

Comme le font remarquer les auteurs, il résulte indiscutablement de ces expériences que la paralysie et la mort des proies sont dues à la diffusion générale du venin agissant sur l'ensemble du système nerveux, et non pas à une lésion directe des ganglions. Une autre constatation non moins importante est également mise en évidence : c'est la bonne conservation prolongée des proies tuées par le venin. La chenille mise en expérience s'est conservée fraîche au moins pendant trois jours. Les nombreuses araignées utilisées se sont conservées en parfait état, en moyenne pendant dix à douze jours, comme on l'observe dans les nids naturels. C'est là une donnée d'un incontestable intérêt et sur laquelle je reviendrai plus loin.

A l'exemple de G. et E. PECKHAM, j'ai réalisé des expériences analogues avec des *Polistes* et des *Vespa*. Le résultat de ces expériences confirme entièrement celui des auteurs américains ; il a été déjà sommairement exposé dans mon Mémoire sur les guêpes africaines (V. p. 70 et 106, en note), Mémoire dans lequel j'ai longuement développé d'autre part le rôle joué par le Venin dans l'Évolution paralysante, tant dans le groupe primitif des Sphérides, que dans le groupe plus évolué des Vespides, en me basant sur ces faits.

Les observations d'Et. RABAUD sur le *Mellinus* et ses expériences récentes sur le rôle paralyseur du venin, chez différents types d'Hyménoptères vulnérants, sont venues s'ajouter à cet ensemble de données expérimentales. Elles se superposent entièrement à leurs résultats. Cet auteur démontre, comme les PECKHAM et comme moi-même, que le venin des Pompiles ou des *Vespa* exerce une action paralysante manifeste alors qu'il est instillé en un point quelconque du corps, même très loin des centres nerveux. Il n'y a d'autre part aucune spécificité entre le paralyseur et la victime : le venin de Pompile paralyse bien les Gryllidés, celui des *Vespa* les chenilles et les araignées, etc..

Pendant le courant de l'été 1916, à la suite de mes premières

expériences sur le venin de *Vespa* et celui des *Polistes*, j'ai effectué également quelques recherches sur l'action du venin des *Mellifères*. Bien que ces expériences n'aient pu être encore poursuivies d'une façon aussi détaillée et systématique que je me l'étais proposé, je crois utile de les rapporter ici parce qu'il est possible d'en dégager dès à présent des données instructives, au point de vue qui nous occupe. Je relaterai également avec quelque détail le résultat de mes expériences sur le venin de *Poliste* et de *Vespa*.

I. — *Expériences portant sur « Vespa germanica »*

J'ai fait piquer, à différentes reprises, des chenilles de *Géométrides* (arpenteuses) et de *Tortricidines*, ainsi que des larves de *Tenthredines*, par deux *Vespa germanica*. L'aiguillon a porté sur des points quelconques du corps, en dehors ou au niveau de la chaîne ganglionnaire.

Les larves de *Tenthredes* se sont montrées *constamment réfractaires* à l'action même temporaire du venin, malgré la répétition des piqûres et la pénétration extrêmement facile de l'aiguillon dans le corps de ces larves. Quelques larves ont, tout au plus, manifesté une flaccidité légère, par suite des pertes de liquide cavitaire qu'elles ont subies du fait des piqûres. Sur les chenilles, l'action du venin s'est montrée incertaine. Paralyse *nette mais temporaire* chez une chenille de *Tortricidine*. Après 3 ou 4 heures la paralysie a complètement disparu. Deux autres chenilles du même groupe, mais d'espèces différentes, ont également marqué une paralysie sensible, quoique très imparfaite, accusée surtout par des difficultés dans le déplacement : ces chenilles sont mortes deux jours après.

Les autres chenilles n'ont pas réagi de façon appréciable. Quoique atteintes à différentes reprises par l'aiguillon elles ont conservé toute leur vitalité.

II. — *Expériences portant sur « Polistes gallicus »*

a. — Une chenille de *Calymnia trapezina* L. (Noctuelle du chêne), reçoit d'un *Polistes gallicus* deux piqûres, l'une à la

région céphalique (côté droit de la tête à la face inférieure), l'autre à la région caudale, ventralement, entre les deux fausses pattes de la dernière paire. Aussitôt après les piqûres la chenille montre une mobilité encore parfaite et ne paraît pas sensiblement influencée par le venin ; mais un quart d'heure plus tard on note une gêne réelle dans la progression. Une heure et demie après les piqûres la paralysie est devenue totale : la chenille se montre incapable de mouvements spontanés ; elle est inerte, quoique réagissant faiblement aux excitations ; elle offre ainsi tout à fait l'apparence des proies bien paralysées qu'on recueille dans les nids des Euménides ou des Ammophiles. Cinq heures après, la région céphalique prend, dans le voisinage de la piqûre, c'est-à-dire vers la partie droite de la tête, une coloration noirâtre. La région caudale seule réagit nettement aux excitations. Quarante-huit heures plus tard les mouvements du cœur sont encore très nettement perceptibles dans toute la partie moyenne du corps ; l'avant est entièrement paralysé et ne réagit plus aux excitations, l'arrière y répond encore faiblement. A la fin du troisième jour les mouvements du cœur ne se manifestent plus et la chenille peut être considérée comme morte.

b. — Le même *Poliste* qui a déterminé la paralysie complète de la chenille précédente, pique le même jour et le lendemain, à une dizaine de reprises différentes, une autre chenille de Noctuelle vivant également sur le chêne, *Hoporina croceago* F. ⁽¹⁾. La chenille est atteinte dans toutes les régions du corps, ventralement et dorsalement. Elle ne réagit point aux piqûres. Bien que criblée de coups d'aiguillon dont la trace reste visible sous l'aspect de macules noirâtres, elle conserve toute sa motilité et ne paraît nullement gênée dans ses déplacements. Elle perd seulement un peu de sa vivacité première et devient plus molle, par suite de la disparition d'une partie de son liquide cavitaire. Mais à tout moment elle reste apte à la défense et s'agite violemment en tous sens à la moindre excitation. Elle doit être considérée comme réfractaire à l'action du venin de *Polistes gallicus*.

(1) Je dois l'identification des deux chenilles de Noctuelles ayant servi à l'expérience, à l'obligeante érudition de M. P. Chrétien.

III. — *Expériences portant sur le venin des Mellifères* (*Bombus et Apis*)

I. — A. — Une chenille de *Liparis* reçoit d'un *Bombus lapidarius*, une piqûre ventrale unique, vers la partie moyenne du corps. Mort instantanée. La chenille s'immobilise immédiatement, se raidit et meurt en extension. Très rapidement le corps se gonfle au niveau de la piqûre, et bientôt la chenille tout entière apparaît comme souflée. Dès le lendemain elle se montre entièrement décomposée.

B. — Une deuxième chenille (chenille de *Phycitina*) reçoit du même *Bombus* une seule piqûre dorsale, dans la région moyenne du corps. La chenille se paralyse très rapidement mais reste vivante. Une heure et demie plus tard la région piquée a pris une coloration noirâtre. La chenille réagit encore aux excitations, quoique très fortement paralysée. Cinq heures plus tard la teinte noire a totalement envahi le corps de la chenille qui ne réagit plus aux excitations et paraît décomposée.

C. — Quatre larves de Tenthredes piquées par l'aiguillon du même bourdon récemment tué ne réagissent pas.

II. — A. — Une larve de Syrphide (Dipt.) reçoit dorsalement et dans le milieu du corps une piqûre d'abeille domestique. Mort sub-immédiate.

B. — 4 mouches à viande (*Calliphora vomitoria*) reçoivent chacune une seule piqûre d'abeille à la face postéro-ventrale du thorax. Paralysie totale sub-immédiate ou dans un temps variant de quelques minutes à une demi-heure, suivant la profondeur atteinte par l'aiguillon.

Deux heures $1/2$ plus tard, trois des mouches ne réagissent plus aux excitations, la quatrième manifeste encore mais exclusivement de légers mouvements antennaires. Vingt-quatre heures plus tard aucun mouvement n'est plus perceptible, mais les mouches ont conservé encore la parfaite apparence de la vie : couleur fraîche des globes oculaires, élasticité des membres. Ce n'est guère qu'à partir de quarante-huit heures qu'on peut suspecter la mort, d'après la coloration plus foncée prise par les globes oculaires. Les mouches mortes se conservent pendant au moins huit jours sans modifications appréciables.

C. — Une Blatte (*Periplaneta orientalis*) est atteinte ventralement à l'articulation de la hanche moyenne droite, par l'aiguillon d'une abeille domestique. Presque immédiatement on note de la paralysie des pattes moyennes; puis l'action du venin se généralise rapidement. Deux heures et demie après la piqure, l'insecte gît sur le dos, incapable de se mouvoir. Il ne réagit plus aux excitations que par de légers mouvements de l'extrémité des palpes, des antennes et des tarsez postérieurs. 24 heures plus tard les mouvements de l'extrémité des palpes sont seuls conservés. Ils disparaissent le deuxième jour mais il est difficile d'affirmer la mort avant plusieurs jours, étant donné l'aspect de fraîcheur de la victime, qui peut être conservée pendant plus d'une semaine sans altérations manifestes.

D. — Un Tenthrede ♂ adulte est piqué à l'abdomen par une abeille. Deux heures plus tard on note seulement un début de paralysie des pattes postérieures. Après 24 heures les trois paires de pattes sont assez fortement paralysées et l'insecte gît sur le dos, mais il réagit encore très fortement aux excitations. La mort a lieu le deuxième jour sans qu'on ait observé de paralysie complète.

E. — Une chenille du Papillon de la farine (*Ephestia kuehniella*) reçoit une piqure d'abeille à la région moyenne dorsale. Paralysie immédiate et mort en dix minutes. Coloration noirâtre à l'endroit de la piqure qui s'étend rapidement à tout le corps. La chenille ne se conserve pas.

III. — ACTIONS SIMILAIRES DU VENIN CHEZ LES PARALYSEURS ET LES NON-PARALYSEURS

Laissant de côté, pour le suivant chapitre, les cas d'inactivité du venin, nous envisagerons ici les caractères positifs du venin sur les proies.

Ces expériences concordent toutes pour établir d'abord, d'une manière indiscutable, le rôle paralyseur du venin par diffusion. L'hypothèse d'une précision anatomique merveilleuse de l'aiguillon chez les Paralyseurs, n'est donc pas nécessaire pour expliquer les faits. L'utilisation de la sécrétion venimeuse pour l'immobilisation des proies, chez ces Hyménoptères, ne doit plus

apparaître que comme un cas particulier d'un phénomène biologique très fréquent dans la série zoologique.

Pour s'en tenir simplement au groupe des Arthropodes, c'est par un mécanisme tout à fait analogue que les Scorpions paralysent instantanément les mouches et les araignées dont ils se nourrissent. Les recherches de JOYEUX-LAFFUE ont depuis longtemps établi la sensibilité de ces proies à l'action paralysante du venin de ces Arachnides. Le venin des Scolopendres, comme l'a montré BRIOT en 1904, agit de même sur les araignées, les scutigères, les carabes, etc...

Une araignée venimeuse, le *Latrodectus mactans*, étudiée récemment au Pérou par ESCOMEL (¹), fait usage de son venin pour capturer les Ténébrionides, les Acridiens et autres insectes qu'elle enfouit ensuite dans son nid, se constituant ainsi des réserves de nourriture très comparables aux *approvisionnements* des Hyménoptères Paralyseurs.

L'action utile du venin de ces Hyménoptères, telle qu'elle ressort des expériences des PECKHAM et des miennes, se présente sous un double aspect : d'une part l'action conservatrice *in vivo*, par paralysie totale dépendant de propriétés neurotoxiques ; d'autre part, l'action conservatrice *post mortem* qui prévient une décomposition rapide des proies après leur mort et leur conserve pendant un temps prolongé l'aspect de vie.

Cette dernière action conservatrice, qui représente certainement la forme la plus simple et la plus générale de l'action du venin sur les proies emmagasinées par les Prédateurs, permet de comprendre les origines de l'utilisation de ces proies pour l'éducation des larves. Aussi, bien que ce rôle ait jusqu'ici passé pour ainsi dire inaperçu, en regard du rôle paralyseur lui-même, me paraît-il important d'y insister ici.

Cette action conservatrice, ou mieux préservatrice, peut se comprendre très simplement comme relevant d'une action bactéricide due à la présence de l'acide formique sécrété par les glandes acides. Peut-être est-elle de nature plus complexe : une étude plus approfondie s'imposerait ici. Quoi qu'il en soit, le fait important à retenir au point de vue immédiat, c'est que certaines des proies tuées par le venin de *Poliste*, de *Vespa*, de

(¹) *New Orléans, Méd. Surg. Journ.*, t. 70, n° 6 déc. 1917, p. 533.

Pélopée, dans les expériences des PECKHAM, par le venin d'abeille dans les miennes, ont manifesté pendant plusieurs jours un remarquable aspect de fraîcheur, et que le même aspect peut être noté pour la plupart des proies non paralysées mais tuées qu'on recueille dans les nids des prédateurs.

Dans d'autres cas, au contraire, l'action du venin est trop brutale. Les tissus subissent une action cytolytique intense, se réduisent en une bouillie liquide et la proie ne se conserve pas. Ainsi en a-t-il été, dans mes expériences, pour les chenilles et les larves molles piquées par les abeilles ou les bourdons. Dans ce cas le venin n'exerce aucune action favorable pour la conservation : les proies ne sont pas utilisables.

Enfin, un fait non moins important me paraît encore pouvoir être dégagé dès maintenant de cet ensemble d'expériences, c'est que, le venin des Hyménoptères non paralyseurs agit sur les proies de façon tout à fait analogue à celui des Hyménoptères qui paralysent. Aussi bien au point de vue de l'action conservatrice ou paralysante, qu'au point de vue de sa rapidité de diffusion, le venin des Hyménoptères qui n'utilisent jamais leur aiguillon pour capturer des proies se comporte de la même manière que celui des Prédateurs qui l'utilisent à cet effet.

Cette constatation montre que les propriétés paralysantes du venin des Paralyseurs sont des propriétés tout à fait générales dans le groupe des Porte-aiguillons, quel que soit le genre de vie. Les habitudes éducatrices particulières des Paralyseurs, ne dérivent donc pas de propriétés spéciales de leur venin. Mais on peut aller plus loin encore et déduire de ces faits quelques conclusions plus générales, en ce qui concerne la filiation des instincts éducateurs, et affirmer ainsi la nature primitive des procédés paralyseurs chez les Hyménoptères aculéés.

Les expériences réalisées par les PECKHAM avec *Polistes fusca*, *P. cementarius*, *Vespa maculata*, les miennes avec *P. gallicus*, *Vespa germanica*, celles de Et. RABAUD avec *Vespa vulgaris*, *V. germanica*, *V. crabro* expriment toutes, avec certitude, que le venin des Vespides sociaux, non paralyseurs de proies, agit exactement de la même manière que celui des Vespides solitaires paralysants, ou des Sphégides et Pompilides tous paralyseurs. Cependant les guêpes sociales (*Polistes*, *Vespa*, etc.) ne se servent jamais de leur venin pour une fin autre que pour la

défense ; elles alimentent leurs larves de provende animale malaxée et réduite en bouillie avec les mandibules. Quelle est donc la raison de ces différences fondamentales d'habitudes ?

Faut-il y voir, avec la majorité des auteurs, la trace de deux évolutions divergentes, les guêpes sociales ayant conservé directement les habitudes primitives qui consistaient à tuer simplement les proies, tandis que les solitaires se seraient élevées à une évolution supérieure en substituant au procédé tueur primitif, grâce à l'emploi savant de l'aiguillon, la conservation des proies à l'état vivant ? Les faits d'évolution dont j'ai fait ressortir l'enchaînement grâce à l'Etude des guêpes tropicales d'Afrique montrent que cette conception ne peut plus être admise. Le mode éducateur particulier des guêpes sociales, loin de s'être séparé, dès le début, des procédés habituels des guêpes paralysantes et d'avoir conservé le véritable caractère primitif originel, n'apparaît au contraire que comme l'aboutissement ultérieur de l'évolution des habitudes de ces dernières. Contrairement à l'opinion courante, en effet, l'art paralyseur chez les guêpes doit être considéré, ainsi que nous allons le montrer, comme un art primitif. Les procédés d'attaque directe et de réduction des proies par les mandibules, caractéristiques des guêpes sociales, non paralysantes, ne représentent pas les procédés primitifs du groupe, mais bien des procédés d'acquisition récente, secondaire, qui se sont substitués aux procédés paralyseurs.

Tout d'abord, nous avons vu que la similitude d'action des venins chez les deux types de guêpes, Sociales ou Solitaires, ne permet pas de les différencier l'un de l'autre par des particularités physiologiques spéciales. Cette notion ne fait que renforcer par suite, les affinités étroites qui, à tous points de vue, rattachent les Sociales aux Solitaires. Le venin des guêpes Sociales, non paralysantes, est aussi apte que celui des Solitaires paralysantes à immobiliser et conserver les proies. Ce n'est donc pas une inaptitude essentielle, originelle ou acquise, de l'appareil venimeux qui a différencié les habitudes éducatrices des premières de celles des secondes. C'est autre chose.

Pour FABRE la question est résolue de façon très simple. Les guêpes sociales qui *n'ont point appris* l'art paralyseur, ne *savent* point utiliser leur aiguillon pour atteindre les ganglions nerveux et immobiliser leurs victimes. Il constate en effet que

lorsqu'une *Vespa vulgaris* capture une Eristale, elle fait mine de la piquer dans tous les sens sans rechercher avec sûreté le point anatomique précis qui doit susciter la paralysie immédiate de la proie. Ce raisonnement, d'après ce que nous avons vu, ne saurait plus se soutenir aujourd'hui.

L'art paralyseur des Euménides, guêpes Solitaires les plus directement apparentées aux Sociales, ne témoigne nullement, nous l'avons vu, en faveur de la merveilleuse précision anatomique du coup d'aiguillon. Ce que nous connaissons du mode d'intervention de ces guêpes pour la réduction de leurs proies, ne permet pas de penser qu'il existe des différences fondamentales au point de vue de l'habileté à tirer parti de l'aiguillon paralyseur, entre les Solitaires qui « savent » paralyser et les Sociales qui « ne savent pas » paralyser. La seule différence existant à ce point de vue entre les deux types de guêpes, c'est que les Solitaires *se servent effectivement* de leur aiguillon pour anéantir la résistance de leurs proies, tandis que les Sociales *ne font plus que le simulacre des piqures*.

Substitution progressive des mandibules au venin. — Les faits d'évolution dont j'ai exposé l'enchaînement à propos des guêpes africaines, et dont les jalons se retrouvent, plus ou moins masqués par des adaptations et des perfectionnements secondaires, dans toute l'étendue du groupe des Solitaires Paralyseurs, permettent d'établir en effet que les Guêpes Sociales, pour des raisons individualistes, ont abandonné les habitudes paralysantes, habitudes d'attaque primitives de leur groupe, en leur substituant l'attaque directe par les mandibules. Voici comment on peut comprendre la filiation de ces deux catégories d'habitudes.

À l'origine, il est permis de penser que l'aiguillon chez les Prédateurs, tout comme la tarière chez les Térébrants parasites à laquelle cet organe se relie morphologiquement, a été utilisé sur les proies de petite taille, avant tout pour l'alimentation personnelle de la guêpe femelle. Les mandibules étant insuffisantes pour entamer les téguments des proies, c'est l'aiguillon qui, comme chez les Chalcidiens la tarière ⁽¹⁾, a permis d'en faire sourdre les liquides nourriciers, tandis que les glandes venimeuses annulaient

(1) Voir à ce sujet E. ROUBAUD. Observations biologiques sur *Nasonia brevicornis*, *Bull. Scient. France et Belgique*, 7^e série, t. L, 16 juillet 1917.

la résistance de la proie. En fait, des observations précises de MARCHAL, de FERTON, plaident manifestement en ce sens : *Bembex oculata*, *Priocnemis pusillus*, *Sphex subfuscatus*, aiguillonnent fréquemment des proies uniquement pour se nourrir des liquides internes qui viennent sourdre à l'emplacement des coups de dard. En même temps, les propriétés particulières du venin diffusé dans le corps des victimes ont permis, *mais d'une manière indirecte et secondaire*, l'utilisation de ces dernières pour l'alimentation des larves : l'insecte déposant sa ponte sur son aliment habituel, la bonne conservation prolongée des proies tuées à l'aiguillon a rendu possible le développement des larves à leurs dépens.

Ultérieurement, dans les types où les mandibules ont acquis une robustesse plus grande, ces organes ont servi à prélever une part de plus en plus importante de la proie pour le profit personnel de la guêpe mère. Tuées ou paralysées à l'aiguillon, les proies ont été d'abord simplement malaxées pour en faire sourdre les liquides internes, en particulier les sucs que renferme le tube digestif. Ainsi font encore notamment les Ammophiles et les Odyneres, qui, sans léser directement les téguments des chenilles dont elles approvisionnent leurs cellules, expriment simplement, par la pression de leurs mandibules, une partie du contenu intestinal pour s'en repaître. En même temps, par malaxation directe des régions ganglionnaires, les mandibules commencent à intervenir dans l'immobilisation de la proie, sans déterminer encore de lésions tégumentaires.

Un pas de plus dans l'utilisation des mandibules contre la proie nous est révélé par de nombreux types de Crabronines, les *Bembex*, les *Cerceris*, etc., qui satisfont leur appétit personnel sur les victimes paralysées ou tuées à l'aiguillon, en prélevant avec leurs mandibules les morceaux les plus tendres. Tantôt la tête, tantôt le thorax ou l'abdomen des proies, portent la trace des coups de mandibules intéressés du prédateur. *Mellinus arvensis*, étudié par Et. RABAUD, se comporte de la même manière, dévorant fréquemment sa victime par la base de l'abdomen, mais respectant les téguments thoraciques trop durs pour ses mandibules.

Chez une Guêpe solitaire de l'Afrique Equatoriale, *Synagris cornuta* L. de la tribu des Euménides, nous trouvons encore un degré plus élevé dans la part prise par les mandibules, secondai-

rement à l'action de l'aiguillon, pour l'alimentation maternelle. Après leur capture, où l'aiguillon joue sans doute comme pour les autres espèces du genre le rôle fondamental, les chenilles choisies par cette guêpe (Hespérides) sont réduites par les mandibules en une boulette grossière, qui est ensuite abandonnée à la larve, ainsi que je l'ai montré. L'acquisition de cette habitude est d'autant plus remarquable que dans le groupe où elle s'observe (Euménides) les guêpes professent habituellement le respect le plus absolu de l'intégrité des proies distribuées aux larves. Les autres espèces de *Synagris* dont la biologie est actuellement connue paralysent leurs proies sans leur faire subir aucune atteinte mandibulaire. Aussi est-il particulièrement intéressant et instructif de noter, dans ce groupe de Paralyseurs, les plus parfaits que nous connaissions, l'avènement d'une habitude qui réduit à néant le rôle conservateur du venin.

Si l'on considère les pratiques paralysantes de ces guêpes comme le résultat du développement progressif d'un art tout particulier, exigeant des aptitudes acquises d'ordre très élevé, on ne conçoit pas bien comment brusquement sont apparues des pratiques beaucoup plus grossières, détruisant en un instant toutes les connaissances merveilleuses obtenues avec peine au cours des temps. Si au contraire, comme la logique le prouve, d'accord avec les faits, l'emploi du venin se manifeste comme un mode primitif, permettant d'immobiliser assez aisément des proies qui échappent à l'action des mandibules, on comprend beaucoup mieux que le perfectionnement des habitudes ait fait passer au second plan le rôle de l'aiguillon, en lui substituant, pour le profit beaucoup plus direct de la guêpe mère l'action masticatrice.

Chez *Synagris cornuta* les mandibules qui peuvent fonctionner comme cisailles coupantes ont rendu facile l'alimentation intégrale de la guêpe aux dépens de la proie. Il n'en faut pas plus pour ramener au second plan le rôle indirect de l'aiguillon, et donner la première place à l'action mandibulaire.

Chez les Guêpes Sociales cette transformation des habitudes est devenue la règle : les mandibules coupantes sont plus développées que l'appareil lécheur, contrairement à ce qui s'observe pour les Guêpes Solitaires. Aussi les mandibules peuvent-elles agir directement sur les proies, qui sont choisies de petite taille, sans que l'aiguillon ait désormais à intervenir. Le venin, qui jouit toujours

de propriétés paralysantes comparables à celles des formes solitaires, ne sert plus que pour la défense contre des ennemis manifestes. L'aiguillon reste dans sa gaine, lorsqu'il s'agit de faibles proies : seuls sont conservés les mouvements réflexes de l'abdomen qui font encore le simulacre des piqûres au moment de la capture de la proie. Celle-ci, attaquée par les mandibules est réduite par elles en une boulette grossière, dont se nourrit la guêpe avant d'en nourrir ses larves.

On voit donc que l'Evolution des habitudes, des Guêpes Solitaires aux Sociales, n'est que l'expression d'une simplification des procédés tueurs, basée sur la puissance de plus en plus grande de l'action mandibulaire, elle-même fonction d'appétits carnassiers de plus en plus manifestes. Il y a remplacement de l'aiguillon, organe de perforation primitif, apte uniquement à faire sourdre quelques gouttes de liquide nourricier, par les organes de broyage, les mandibules, qui permettent d'exprimer beaucoup plus complètement les matières alimentaires contenues dans la proie. Dans cette évolution des habitudes, le point de vue des larves doit apparaître comme secondaire. Le mode d'éducation larvaire est une conséquence indirecte du procédé d'attaque de la proie. Il ne le régit pas.

Les guêpes prédatrices n'ont pas recherché la provende animale d'abord pour leurs larves. Elles l'ont recherchée pour elles-mêmes ; c'est de cette notion individualiste qu'il faut nécessairement se convaincre pour comprendre l'histoire des instincts maternels de ces hyménoptères et leur évolution. On peut alors, en se tenant dans la limite précise des faits d'observation, et en raisonnant sur des phénomènes physiologiques simples, saisir la filiation exacte de leurs habitudes.

De même que les propriétés générales de leur venin confirment d'étroites affinités biologiques entre les Guêpes Solitaires paralysantes et les Guêpes Sociales non paralysantes, de même pourrait-on être tenté de reconnaître, pour semblable raison, entre les Mellifères et les Sphégides des affinités analogues. Le venin de bourdon ou d'abeille agissant sur des proies denses (mouches, blattes) se comporte de la même manière que celui des *Bembex* ou des *Sphex* agissant sur des Diptères ou des Orthoptères. Certains auteurs (HANDLIRSCH) reconnaissent d'ailleurs une origine commune aux Apides et aux Sphégides. Mais les relations des

habitudes éducatrices entre ces deux groupes n'apparaissent pas nettement. Sans doute, les Apides, qui sont exclusivement adaptés au régime Mellifère, n'ont-ils jamais utilisé leur aiguillon pour la capture des proies. Il est très probable qu'ils représentent des formes demeurées exclusivement végétariennes, et comme telles ayant conservé les coutumes alimentaires les plus réellement rapprochées du type ancestral ; l'adaptation au régime carnivore a dû survenir après coup chez certaines formes d'abord végétariennes, comme conséquence de l'emploi de l'aiguillon contre des insectes de petite taille. Mais les faits manquent encore pour étayer nettement la filiation réelle de ces habitudes.

IV. — L'ADAPTATION DU VENIN A LA PROIE ET L'ÉVOLUTION PARALYSANTE

Rien n'est plus instructif, si l'on veut raisonner logiquement sur l'évolution des habitudes paralysantes chez les Hyménoptères, que d'examiner quelle est la portée réelle de ces propriétés paralysantes, chez les différents types qui les manifestent. On voit ainsi combien ces propriétés varient dans leur perfection relative, suivant les espèces des Paralyseurs d'une part, et suivant celles des proies de l'autre.

a. *Variation dans les propriétés paralysantes du venin suivant les types de paralyseurs.* — L'action du venin sur les proies recueillies dans les nids des prédateurs est loin de se manifester sous un aspect uniforme.

Tout d'abord, chez certains types, les proies sont tuées soit en totalité (*Monedula punctata*) soit en partie et non paralysées. Sur les 45 espèces de Guêpes Solitaires observées par les auteurs américains G. et E. PECKHAM, un tiers environ ne paralysent pas leurs victimes, mais les tuent. La proportion des proies tuées excède habituellement de beaucoup celle des paralysées, dans les nids des Bembéciens. Les PECKHAM n'ont observé chez les *Cerceris* qu'à peine une proie paralysée sur 25 ou 30 proies tuées.

Dans d'autres types la proportion des proies paralysées l'emporte sur celle des proies mortes. C'est chez les Ammophiles, parmi les Sphégides, que s'observe la perfection la plus grande dans l'action paralysante. Les proies sont toutes paralysées et non tuées. Mais ici encore, des variations importantes se mani-

festent quant à la durée de conservation à l'état de vie des proies paralysées. Ainsi, chez *A. urnaria*, les observateurs américains notent que certaines des chenilles ne survivent pas plus de trois jours, tandis que d'autres donnent encore signe de vie après deux semaines.

Chez les Euménides, parmi les Vespides, non seulement les proies sont toujours parfaitement paralysées et susceptibles de survie prolongée, à l'exception de quelques très rares formes qui ont abandonné les habitudes paralysantes (*Synagris cornuta*), mais encore on observe chez ces guêpes un souci tout à fait particulier de la bonne conservation des proies vivantes qu'elles distribuent à leurs larves. Aussi est-il permis de penser que ce sont ces Guêpes Solitaires qui ont atteint le terme le plus parfait de l'évolution des habitudes paralysantes.

Comme nous venons de le voir, si, chez les Hyménoptères prédateurs, l'action du venin dépasse très fréquemment, on peut même dire habituellement, l'action paralysante et va jusqu'à la mort plus ou moins immédiate des victimes, dans d'autres cas au contraire cette action pêche par excès inverse : le venin n'agit que d'une manière passagère et ne détermine qu'un engourdissement fugace de la proie vivante. FERTON, chez les Pompiles, ADLERZ et BRAUNS chez certaines espèces de Sphégides du g. *Dolichurus*, ont observé des exemples très nets d'une telle action passagère du venin paralyseur. Les proies piquées par ces insectes, peuvent, après avoir manifesté une torpeur de peu de durée, se ranimer plus ou moins complètement ; certaines d'entre elles parviennent même à s'échapper de la cellule du prédateur.

G. et E. PECKHAM dans leurs expériences de paralysies artificielles ont noté plusieurs fois des phénomènes passagers dans l'action du venin. Il en a été de même dans mes expériences personnelles (v. plus haut).

On voit donc, que, même dans les conditions naturelles, l'action paralysante est loin de présenter un type parfait dans la généralité des cas. Tantôt, et c'est le cas le plus général, le venin agit d'une manière trop violente, dépassant la résistance de la proie et provoquant sa mort plus ou moins immédiate ; tantôt cette action est insuffisante pour déterminer une paralysie durable et ne s'exerce que d'une manière éphémère. Entre ces deux modalités extrêmes se manifestent tous les intermédiaires ten-

dant vers la paralysie parfaite avec conservation prolongée de l'état de vie. Il est par conséquent permis de relever, d'après les différents types de guêpes solitaires ou fouisseuses actuelles, une évolution indiscutable des facultés paralysantes, allant des imperfections initiales, insuffisance ou excès, jusqu'à la perfection dans l'immobilisation des proies vivantes.

Sur quoi a pu porter cette évolution ? Est-ce sur une précision de plus en plus grande dans l'emploi de l'aiguillon, sur une habileté plus réelle à faire agir le dard aux endroits favorables, suivant la conception de FABRE ? Evidemment non, comme nous l'avons dit. Les Hyménoptères qui paralysent le mieux, Ammophiles parmi les Sphégides, Euménides parmi les Vespides, ne se montrent pas plus habiles que d'autres dans l'emploi de leur aiguillon. Les coups de dard sont toujours portés jusqu'à ce que la proie ne se défende plus, sans que nul déterminant supérieur ne limite leur répétition. Il ne peut être question d'une science ou d'un art paralyseur plus consommé. Les phénomènes sont pour nous d'un ordre tout à fait différent. L'évolution des facultés paralysantes nous paraît liée avant tout à une *adaptation progressivement meilleure du venin de l'hyménoptère chasseur, à la résistance vitale de la proie*.

Mes expériences montrent en effet d'une manière indiscutable que le venin d'un même insecte est loin de se comporter de la même manière suivant les proies choisies ; que pour certains types de proies il donne des résultats paralyseurs insuffisants ou franchement mauvais, tandis que pour d'autres l'action paralyzante est nettement meilleure, et cela quel que soit le mode de localisation anatomique des piqûres.

b. *Variations dans l'action du Venin suivant les proies.* — Les quelques expériences que j'ai effectuées sur le venin des Vespides et des Apides font ressortir le rôle fondamental joué par la nature de la proie dans l'expression des facultés paralysantes du venin des Prédateurs.

Certains types de proies, comme les larves de Tenthredes qui offrent pourtant une ressemblance extérieure si frappante avec les chenilles, se sont montrées totalement insensibles à l'action du venin de *Vespa* ou de *Bombus* auquel les larves de Lépidoptères sont très sensibles. On peut véritablement parler ici d'une immunité naturelle. Parmi les larves de Lépidoptères elles-

mêmes, des différences frappantes ont été notées à ce même point de vue. Des différents types de chenilles offertes à l'action du venin de *Vespa germanica*, les unes ont été complètement réfractaires, les autres (Tortricidines) ont manifesté une sensibilité variable, les effets du venin étant souvent fugaces et peu accusés sur ces insectes.

L'expérience faite avec *Polistes gallicus* est surtout démonstrative à cet égard : tandis que la chenille de *Calymnia trapezina*, L. a été paralysée rapidement de façon parfaite en conservant sa vitalité pendant plusieurs jours, la chenille de *Hopiorina croceago* F., malgré des piqûres multiples, n'a jamais réagi de façon appréciable et n'a pu être amenée à l'état d'immobilisation même partielle. Une telle différence est d'autant plus remarquable qu'il s'agit de chenilles appartenant au même groupe (noctuelles).

Avec le venin des Mellifères nous avons noté tantôt une action brutale, foudroyante, rendant impossible toute conservation des proies (chenilles, larve de Syphides), tantôt une paralysie lente et progressive, avec conservation parfaite de la proie tuée (mouches, blattes, etc.).

Ces exemples suffisent à montrer que la nature de la proie joue un rôle primordial dans les manifestations plus ou moins parfaites des facultés paralysantes des Hyménoptères. Non seulement certains types de proies offrant même aspect extérieur présentent une sensibilité très différente à l'action des venins, mais encore des proies appartenant à un même type d'êtres, et spécialement voisines, peuvent se comporter de façon très dissemblable. C'est là une donnée biologique facile à prévoir et qui cependant ne semble point avoir été prise nettement en considération par les auteurs qui ont cherché à préciser le déterminisme des habitudes paralysantes et de leur évolution. Cette notion à vrai dire était de peu de prix lorsque la conception de FABRE relative à la précision anatomique des coups d'aiguillon, dominait l'interprétation biologique des faits ; elle doit acquérir aujourd'hui toute sa valeur, puisqu'un examen plus attentif permet de donner au venin lui-même, instillé en un point quelconque du corps, le rôle prépondérant dans l'action paralysante.

Comme je l'ai écrit dans mon travail sur les Guêpes Solitaires et Sociales d'Afrique, l'évolution et le perfectionnement des

habitudes paralysantes, gravite autour de l'aiguillon, et de l'adaptation du venin à la résistance biologique de la proie. Cette notion ne doit d'ailleurs pas être prise en se plaçant au point de vue direct des larves. Il faut la comprendre en tenant compte du point de vue purement individualiste qui domine l'histoire des « instincts » chez les insectes. Il faut raisonner d'après l'intérêt propre des guêpes, non d'après l'intérêt des larves.

Ceci étant posé, comment peut-on comprendre l'avènement d'habitudes éducatrices si parfaites que celles que nous connaissons chez la plupart des guêpes solitaires paralysantes, et en particulier la spécialisation si habituelle des espèces de Prédateurs vis-à-vis d'un type de proies particulier ? Les Ammophiles et les Euménides chassent les chenilles, les Scolies les larves de Lamellicornes, les Sphex les Orthoptères, les Bembex les Diptères, les Cerceris les Coléoptères, les Pompiles les araignées, etc. Parfois la spécialisation d'un Prédateur s'exerce d'une manière très étroite à l'égard d'un hôte exclusif. Il en est ainsi notamment pour le Philanthe apivore qui ne recherche guère que les abeilles, le Cerceris bupresticide les Buprestes, le Cerceris tuberculé le charançon *Cleonus ophthalmicus*, le Sphex languedocien les Ephippiger, etc.

Même en tenant compte de l'immunité complète que manifestent certains types d'insectes à l'action du venin, il est difficile d'expliquer par elle la spécialisation des Prédateurs vis-à-vis de leurs types de proies préférés, nombre d'autres formes étant susceptibles de réagir également à l'action paralysante, et de remplacer, par suite, dans les nids les types choisis. La question est certainement plus complexe.

Le choix de la proie nous paraît dépendre d'un facteur prépondérant qui est l'affinité propre du Prédateur à l'égard de ce type de proie, et cette affinité elle-même n'est que la résultante lointaine de l'influence sélectionnante exercée par le venin lui-même.

L'affinité élective des Prédateurs vis-à-vis de leurs types de proies habituels existe certainement. Et. RABAUD le démontre nettement en offrant à des *Mellinus*, en captivité dans un tube de verre, une Tenthrédine *Athalia colibri*. A la vue de l'insecte, le Prédateur s'essaie immédiatement à s'en saisir, et fait un simu-

lacre de piqure ; mais avant d'avoir effectué son attaque, il ouvre ses pattes et rejette aussitôt sa capture. Si, au contraire, c'est une Mouche qui est offerte, il se précipite sur elle, comme dans le cas précédent, mais poursuit son attaque paralysante et la consomme complètement. Dans le premier cas l'attaque n'a été qu'ébauchée à la vue de la victime qui ne correspond pas au type habituellement choisi ; dans le second, au contraire, qui correspond au type pour lequel s'exerce l'affinité habituelle, l'attaque a été poussée à fond.

A quoi tient cette affinité particulière ? A des jeux de sensations complexes mais qui semblent bien tous se rapporter avant tout au goût personnel de la Guêpe pour les tissus de sa victime. C'est une attraction gustative mise en jeu par l'odeur *sui generis* de la proie. Chez une Guêpe en condition d'appétence la vue d'un gibier possible suscite les premiers actes de l'attaque ; c'est l'odorat qui déclanche les derniers actes, en rappelant soudain chez le Prédateur le goût de la proie dont il a été alimenté à l'état de larve. Semblable à l'Hyménoptère parasite qui emploie sa tarière contre toute proie qui lui révèle des possibilités alimentaires analogues à celles qu'il a connues au stade larvaire, comme je l'ai montré pour *Nasonia brevicornis*, le Prédateur fait usage de son aiguillon contre les proies dont l'odeur réveille son appétit.

Dans ses observations sur *Mellinus arvensis* RABAUD fournit aussi une démonstration manifeste du rôle joué par l'attraction gustative dans le déclenchement de l'acte paralyseur. Un *Mellinus* ayant capturé et dévoré 7 mouches en l'espace de 6 heures ne réagit plus lorsqu'on lui en présente une huitième. Il est donc bien clair ici que l'appétit personnel du Prédateur tient sous sa dépendance directe les manifestations diverses des facultés paralysantes. Comment, d'autre part, a pu s'acquérir et se fixer la spécialisation des appétits chez la plupart des Prédateurs qui recherchent et paralysent certains types de proies de préférence à d'autres ?

A l'origine, on peut concevoir que les affinités des Prédateurs s'exerçaient d'une façon très large et que des proies de natures diverses servaient à la nourriture des guêpes et à l'approvisionnement des nids. La *Monedula punctata*, Bembécien primitif qui garnit encore ses cellules de proies très variées, ne fait pas

autre chose. Mais, dans de telles conditions, l'action spécifique du venin sur les différentes catégories de proies a dû intervenir pour éliminer progressivement, dans la plupart des cas, certains types de proies de conservation défectueuse et régulariser les affinités des chasseurs en les rendant plus électives à l'égard de types définis. Non seulement, en effet, des circonstances directes, liées aux facilités plus ou moins grandes de récolte des proies, de pénétration de l'aiguillon, etc., ont déjà limité obligatoirement le choix des prédateurs, mais encore est-il légitime de concevoir que l'action du venin elle-même ait pu contribuer à exercer, parmi le nombre des proies accessibles, un triage de plus en plus étroit.

Tout d'abord ont été directement éliminées de l'approvisionnement des nids toutes les proies naturellement réfractaires à l'action du venin. Aussi bien que celles dont les téguments résistent à la pénétration de l'aiguillon, les proies douées d'immunité à l'égard du venin ont été forcément rejetées par les Prédateurs, qui ne parvenaient pas à en tirer parti pour eux-mêmes puisqu'ils ne réussissaient pas à anéantir leurs mouvements de défense. Ne serait-ce point pour cette raison que les larves de Tenthredes, ou fausses chenilles, ne figurent jamais dans les nids des Ammophiles et des Euménides, francs chasseurs de chenilles ? La ressemblance est frappante entre les deux types de larves et cependant la confusion n'est jamais faite. Or nous avons constaté plus haut l'immunité des larves de Tenthredes à l'égard du venin de guêpe et de bourdon.

Un type de proies qui ne figure jamais dans les approvisionnements des nids et n'intervient nullement dans la nutrition des larves ne peut, d'autre part, contribuer à développer chez les adultes d'affinités gustatives particulières à son égard. Aussi est-il permis de penser que l'affinité des guêpes actuelles est nulle ou très faible pour les proies réfractaires à l'action de leur venin et qu'elles n'ont jamais connues à l'état de larves.

D'autre part, nous avons vu que les proies trop sensibles à l'action du venin d'un hyménoptère, échappent à l'action conservatrice habituelle de ce dernier et se décomposent rapidement. De telles proies seront par conséquent absolument propres à l'éducation des larves. Toutes les générations de larves qui auront reçu semblable provision alimentaire, ne pourront achever leur évolution et s'élimineront d'elles-mêmes. L'attrac-

tion gustative à l'égard de ces proies ne pourra donc pas non plus se développer et se fixer chez les adultes.

La proie vivante n'est cependant nullement nécessaire à l'évolution parfaite des larves chez les Hyménoptères Prédateurs en général. Des observations diverses, en particulier celles qui relèvent de l'examen même d'une grande majorité d'approvisionnements naturels, montrent que ces larves s'alimentent parfaitement de proies mortes depuis plusieurs jours. Mais, il est facile de concevoir que si le venin accélère la décomposition de la proie au lieu de la ralentir, cette décomposition en espace clos sera incompatible avec la vie de l'élevage, soit en développant des fermentations nocives, soit pour les proies liquéfiées par une action cytolytique trop brutale, en provoquant des pertes de substance ou un flux de liquide préjudiciable à la propreté de la cellule.

Pour que l'éducation des larves s'effectue normalement, il faut que ces dernières trouvent à leur disposition sinon des proies vivantes, au moins des proies mortes, mais saines, préservées d'une décomposition trop rapide. C'est à ce dernier rôle que, dans la plupart des cas, se réduit l'effet favorable du venin. Seules des proies sur lesquelles le venin agit dans le sens conservateur, soit à l'état vivant, soit à l'état de mort, pourront donc concourir à l'éducation des larves.

Grâce à ce principe de sélection qui puise sa source essentielle dans l'adaptation plus ou moins satisfaisante du venin à la nature de la proie, se fixera de façon de plus en plus étroite l'attraction des guêpes adultes à l'égard des proies qui les auront le plus souvent nourries à l'état de larves.

On comprendra de même l'évolution progressive des habitudes éducatrices jusqu'à l'acquisition du type paralyseur parfait, comme dépendant d'une sélection de plus en plus franche des proies qui se conservent vivantes, ces proies réalisant d'une part l'éducation la plus parfaite des larves, et suscitant ainsi les affinités les plus actives des Prédateurs à leur égard.

L'adaptation progressive du venin à la nature de la proie permet enfin de comprendre que le choix des Prédateurs s'exerce de préférence à l'égard des espèces pour lesquelles il offrira aussi la rapidité d'action la plus grande. Ce qui distingue, en général, l'action paralysante expérimentale développée par des

Hyménoptères sur des proies quelconques, de celle que développent les Paralyseurs naturels sur leurs types de proies habituels, c'est une moindre instantanéité d'action. Quand un *Bembex* capture une mouche, on peut dire qu'il la foudroie instantanément de son aiguillon : quoique excessivement rapide dans ses manifestations, le venin de l'abeille agissant sur le même insecte dans des conditions analogues, paraît cependant moins immédiat. Sans doute est-il permis de dire que les Diptères choisis par les *Bembex* d'une manière exclusive, représentent les types de proies favorables sur lesquels leur venin agit de la façon la plus sûre et la plus rapide.

Ainsi, parmi les proies diverses, directement accessibles à l'aiguillon des Prédateurs, l'action du venin a pu réaliser, soit directement au moment de la capture, soit lentement, dans le cours des temps, un triage lent et progressif des proies préférées. Élimination des types réfractaires au venin ou de conservation défectueuse, développement, dans des limites de plus en plus étroites, des affinités gustatives des adultes à l'égard des formes qui se prêtent le mieux à l'action immobilisante et conservatrice du liquide venimeux, telles ont été les phases principales qui ont dû marquer cette particulière évolution.

..

En résumé, on voit qu'un raisonnement basé sur les données de l'observation et de l'expérience les plus simples, permet de s'expliquer, sans faire appel au merveilleux, l'avènement des actes éducateurs qui caractérisent l'« Instinct » des Guêpes Paralyssantes et de leurs associées les Guêpes Sociales. Je n'ai point la prétention d'avoir éclairé tous les faits, si complexes, que révèle la psychologie de ces Hyménoptères, au sujet desquels tant d'encre a été versée. J'ai seulement voulu tenter une explication rationnelle du développement général de leurs habitudes si curieuses d'éducation des larves. Pour bien comprendre l'enchaînement de ces habitudes, il est indispensable de déplacer la question du point de vue maternel ou progéniteur sur lequel on raisonne habituellement et de la rapporter à une base individualiste.

En premier lieu, les liens individualistes qui rattachent l'emploi de l'aiguillon chez les Paralyseurs, à celui de la tarière chez

les Térébrants parasites sont évidents. C'est comme instruments propres à puiser les liquides nutritifs que le dard, comme la tarière ont été, à l'origine, utilisés sur des proies vivantes. Chez les Térébrants non pourvus de glandes capables d'immobiliser les proies, la ponte s'est effectuée directement dans le corps des victimes non influencées par la pénétration de l'oviscapte.

Chez les Porte-aiguillons la présence de la sécrétion venimeuse douée de propriétés neurotoxiques et sans doute aussi de propriétés bactéricides capables d'entraver la putréfaction des matières animales, a permis d'une part une immobilisation rapide des proies atteintes par l'aiguillon, d'autre part leur conservation à l'état frais pendant un temps prolongé. Il en est résulté d'abord, pour les guêpes mères, une facilité plus grande pour s'alimenter aux dépens des liquides internes émanant de la proie ; et ensuite, pour les larves, la possibilité de se développer à l'état libre, aux dépens des proies amassées pour elles-mêmes par les femelles.

Les réactions propres des victimes à l'action venimeuse, leur sensibilité plus ou moins parfaite à l'action conservatrice du venin, ont exercé indirectement d'autre part, par une sélection portant principalement sur les larves, une influence sur les affinité des adultes à l'égard de certains types de proies : il faut y voir l'origine de la spécialisation dans les captures.

En même temps qu'ont progressé les affinités des guêpes pour la provende animale, les formes primitives étant probablement végétariennes, on assiste à une régression dans l'emploi de l'aiguillon et à son remplacement par les mandibules. Cette transformation des habitudes est fonction d'appétits carnassiers de plus en plus accusés.

Au début l'appareil mandibulaire ne joue qu'un rôle effacé de préhension simple des proies. Inapte à léser les téguments, c'est l'aiguillon qui joue ce rôle et qui fait sourdre les liquides nutritifs en ponctionnant les victimes. L'appareil lècheur sert seul à l'alimentation des femelles.

Ultérieurement, l'appareil mandibulaire intervient plus étroitement dans la nutrition directe de celles-ci ; il tend ainsi à se substituer de plus en plus à l'aiguillon. Ce ne sont plus seulement les gouttelettes liquides perlant au niveau des piqûres qui sont demandées aux proies : les guêpes exigent davantage, soit

en exprimant du corps de leurs victimes les liquides digestifs, soit en attaquant directement les parties tendres.

Enfin, les mandibules ayant définitivement pris connaissance de leur puissance, l'aiguillon est abandonné pour réduire les faibles proies de consommation courante ; il n'est plus utilisé que pour la défense. L'histoire de l'évolution des Guêpes Paralysantes cède alors le pas à celle des Guêpes Sociales. Ce groupe polymorphe réunit des types variés dont le caractère commun est d'avoir franchi les étapes de l'action paralysante, telles que nous venons de les définir, et pris ainsi contact direct avec les larves jusqu'à l'événement d'une véritable symbiose avec celles-ci.

Dans toute cette évolution le rôle du venin, quelque merveilleux qu'il ait pu paraître tout d'abord, reste un rôle primitif et transitoire. Il supplée à l'insuffisance d'armes meilleures chez des formes qui s'essaient à la vie carnassière et ne possèdent pas de moyens plus directs pour agir sur les proies.

PRÉCISIONS SUR
“ PHORMIA AZUREA ” FALL.

Muscide à larves hémophages parasites
des Oiseaux d'Europe

(Planche V)

SOMMAIRE

- I. L'HÉMOPHAGIE LARVAIRE DE LA PHORMIE. SES CONDITIONS. — Absence de position d'érection. Incapacité de résistance au jeûne.
- II. IDENTITÉ SPECIFIQUE DE LA PHORMIE A LARVE HÉMOPHAGE PARASITE DES OISEAUX EN EUROPE. — *Phormia azurea* Fall. et *Ph. sordida* Zett. ne constituent qu'une seule et même espèce, apparemment le seul représentant en Europe des Muscides à larves hémophages. La larve hémophage des Oiseaux de l'Amérique du Nord est différente de cette espèce.
- III. NOTES ET PARASITES DE LA PHORMIE DES OISEAUX D'EUROPE. — *Nasonia brevicornis*.
- IV. PHORMIA AZUREA ET LES MUSCIDES A LARVES ORNITHOPHAGES CUTICOLES. — Impossibilité pour les larves hémophages de vivre en parasites permanents cuticoles.

I. — L'HÉMOPHAGIE LARVAIRE. SES CONDITIONS

On sait que la découverte du premier cas d'hémophagie chez une larve de Diptère doit être rapportée sans conteste à LÉON DUFOUR ⁽¹⁾. En 1845 cet auteur découvrit en effet, dans un nid d'hirondelles occupé par des jeunes, une larve de mouche qui présentait dans son tube digestif une matière rouge analogue à du sang. Ayant suspecté à cette larve des habitudes sanguinaires, Dufour confirma son hypothèse par la dissection. Celle-ci lui permit de mettre en évidence l'existence de sang tantôt vermeil tantôt noirâtre, suivant l'état de digestion, dans le ventricule chylique. C'est là la première observation authen-

(1) Ann. Soc. Entom. de France, p. 211, 1845.

tique tendant à démontrer l'adaptation à la succion du sang chez une larve de Muscide.

L. DUFOUR n'avait point constaté directement le parasitisme de sa larve sur les oiseaux ; mais il avait noté la présence, à la partie antérieure, d'une sorte de ventouse buccale formée par l'excavation en entonnoir du segment antérieur du corps. La mouche adulte, qu'il obtint par l'éclosion de la pupa fut décrite par lui sous le nom de *Lucilia dispar*.

L'observation si curieuse de L. DUFOUR relative à l'hémophagie de cette larve, est restée isolée et pour ainsi dire oubliée jusqu'en 1912. A cette époque, H. DU BUYSSON ⁽¹⁾, sur les indications de VILLENEUVE, rechercha et découvrit dans un nid d'hirondelles de l'Allier des larves identiques à celles de L. DUFOUR. Ces larves étaient effectivement gorgées de sang et se tenaient cachées entre la paroi terreuse du nid et la partie feutrée intérieure. Grâce à l'obligeance de M. H. DU BUYSSON qui en 1914 me fit parvenir quelques larves vivantes recueillies dans un nid de Mésange petite charbonnière (*Parus ater* L.), j'ai pu, dans un premier travail ⁽²⁾, préciser les conditions du parasitisme de ces larves et démontrer expérimentalement leurs habitudes hémophages. De nouveaux envois que me fit pendant le courant de l'été de 1916 le même observateur, avec un empressement d'autant plus méritoire que la collecte des nids infestés est loin d'être aisée, me permettent de compléter ces indications premières. Je ne crois pas inutile de revenir ici, sur les particularités essentielles de la biologie de ces curieuses larves, et cette étude me permettra, d'autre part, de reprendre la question encore ambiguë de leur identification spécifique.

Comme je l'ai exposé précédemment, la larve de la Phormie des Oiseaux peut se gorger expérimentalement sur l'homme. La figure de 3 la Pl. V montre un groupe de larves en cours de succion active expérimentale sur mon bras. La piqure est relativement douloureuse et s'accompagne d'une hyperémie marquée, qui se manifeste sur la photographie par un piqueté sombre correspondant à une auréole d'inflammation.

(1) Voir à ce sujet : SURCOUF et G. RINCONES, *Essais sur les Diptères vulnérants du Venezuela*, t. II, Paris, Maloine, 1912.

(2) *Bull. Soc. Path. Exot.* VIII, n° 2, p. 77 et *C. R. Soc. Biol.* LXXVIII, p. 94.

L'éruption locale produite, et qui est comparable à une forte piqûre de moustique, est encore sensible une huitaine de jours plus tard.

J'ai déjà indiqué antérieurement que, pour que la larve exerce sa succion, il faut qu'elle soit soutenue par un appui quelconque, qui la maintienne étroitement appliquée contre la surface de la peau. La pression simple du doigt suffit le plus souvent pour inciter la larve déposée sur la peau, à se gorger. Contrairement aux larves d'Auchméromyies elle ne pique pas au sein d'une couche de sable.

Le parasitisme des larves de *Phormia* n'est certainement pas, dans bien des cas, un parasitisme bénin. J'ai pu constater que les jeunes oiseaux réagissent assez vigoureusement à la piqûre des larves. Les petits moineaux piqués expérimentalement se débattent et cherchent à se débarrasser des larves avec leurs pattes. La trace de celles-ci se décèle, à la surface de la peau, par des macules rougeâtres et des excoriations plus ou moins étendues. La présence, dans un nid, de larves nombreuses doit fréquemment provoquer la mort d'une partie au moins de la couvée. Dans un des nids parasité d'hirondelles qu'a eu l'occasion d'examiner M. du BUYSSON, un des petits, sur trois, a été trouvé mort. Il est permis de penser que ce n'est pas là un fait isolé.

Les figures 1 et 2 de la Pl. V montrent des larves de *Phormia* en train de se gorger expérimentalement sur un jeune moineau qui a été anesthésié à l'éther. On pourra constater, par l'examen de ces photographies, que la larve de *Phormia*, pendant sa succion, ne prend pas la position d'érection sur la région céphalique, position qui est si caractéristique des larves d'Auchméromyies dont l'adaptation parasitaire hémophage est très voisine. Tandis que la larve de l'*Auchmeromyia luteola*, le ver des cases africain, ou celle des Chæromyies parasites des Phacochères et des Oryctéropes, dont j'ai publié dans ce *Bulletin* l'étude monographique ⁽¹⁾, se tiennent dressées verticalement pendant la piqûre en s'appuyant sur leur point de fixation, la larve des oiseaux d'Europe reste allongée passivement sur le corps de ses hôtes. RODHAIN et BEQUAERT ⁽²⁾, 1916) qui ont étudié dans le détail une

(1) Recherches sur les Auchméromyies, Calliphorines à larves suceuses de sang. *Bull. Scient. France et Belgique*, 3^e série, t. XLVII, 2, 24 juin 1913.

(2) *Bull. Scient. France et Belgique*, 7^e série, t. XLIX, 3, 29 avril 1916.

deuxième larve hémophage parasite des oiseaux, au Congo, la larve de *Passeromyia heterochaeta* VILL., mentionnent aussi que cette larve ne prend pas la position d'érection. Toutefois cette observation serait contredite par celles de M. VAN SAGEGHEM, qui a retrouvé au Congo belge la larve de RODHAIN et BEQUAERT et a pu l'éduquer sur des poules.

D'après les renseignements inédits que cet observateur a bien voulu nous communiquer, la larve de *Passeromyia* se place en érection sur la région céphalique pendant sa piqure, de la même manière que les larves hémophages des Auchméromyies. Or, il faut remarquer que ni les larves d'Auchméromyies et de Chéromyies, ni celles de la Passéromyie du Congo ne présentent une adaptation à la fixation par la région céphalique aussi développée que celle de la larve hémophage des oiseaux d'Europe. Cette dernière est en effet pourvue d'une sorte de *ventouse* constituée par le bord libre du premier segment post-céphalique déprimé en entonnoir et garni sur son pourtour d'une collerette d'aspérités radiées spiniformes, très apparentes. L'existence de cette *ventouse* n'avait pas échappé à l'observation sagace de L. DUFOUR qui en a donné une description forte exacte. Elle est très caractéristique de la larve de la Phormie des oiseaux et ne se retrouve ni chez les larves d'Auchméromyies, ni chez la larve hémophage des oiseaux du Congo. Il y a des raisons de penser que la position d'érection prise par ces larves pendant la piqure est une conséquence de l'imperfection même de leur appareil adhésif. L'absence de ventouse différenciée nécessite en effet de puissants efforts de contraction du corps, pour conserver l'adhérence à la peau, efforts certainement beaucoup plus intenses que dans le cas des larves pourvues d'une ventouse, et qui doivent avoir pour résultat de maintenir le corps des parasites en état de rigidité par contraction totale.

COUTANT ⁽¹⁾, aux Etats-Unis, a décrit et figuré récemment une larve hémophage parasite de *Corvus americana*, et qui se différencie nettement, par ses caractères, de l'espèce européenne, d'après la description. L'auteur américain ne fait en effet nulle mention de la ventouse à spinulation radiée si apparente chez

(1) *Journ. of Parasit. Urbana Ill.*, n° 3, mars 1915.

notre larve. Il signale d'autre part, au segment anal du corps, l'existence de protubérances ou tubercules au nombre de quatre paires qui font complètement défaut chez la larve européenne. On ne saurait donc conclure par suite à l'identité des deux espèces.

Les larves hémophages des Oiseaux ne résistent pas à un jeûne prolongé : elles se distinguent en cela des larves des Auchméromyies parasites des mammifères, et tout particulièrement de la larve de l'*A. luteola*, le ver des cases africain, dont j'ai signalé ailleurs les curieuses aptitudes à l'inanition.

Des larves de Phormies des Oiseaux, qui sont conservées sans alimentation pendant quatre ou cinq jours, au laboratoire, ne sont plus aptes ensuite lorsqu'on les reporte sur un jeune oiseau, à se gorger d'une façon suffisante et ne tardent pas à mourir. Après deux ou trois jours de jeûne, des larves qui ont déjà atteint un état de développement avancé, se nymphosent sans supporter un jeûne plus accentué et beaucoup n'achèvent pas leur évolution. RODHAIN et BEQUAERT chez la larve des oiseaux du Congo ont fait des observations analogues.

Il suit de là que les larves hémophages de Muscides parasites des Oiseaux, ont une croissance rapide, et qu'elles réclament pour se développer normalement la présence constante de leurs hôtes. Bien que leur parasitisme, soit, par sa forme même, un parasitisme intermittent, il n'est pas lié d'une façon aussi étroite que pour les larves d'Auchméromyies aux intervalles de présence et d'absence des hôtes, qui restent dans les nids d'une façon permanente.

II. — IDENTITÉ SPÉCIFIQUE DE LA PHORMIE A LARVES HÉMOPHAGES PARASITE DES OISEAUX EN EUROPE

Un certain nombre d'auteurs ont signalé l'existence de larves parasites dans les nids des oiseaux en Europe. Mais l'identification précise de ces larves nidicoles est actuellement soumise à une importante question de synonymie. En laissant de côté les espèces dont l'adulte n'a pas été obtenu avec certitude, ou dont la biologie s'écarte notablement du type hémophage tel que nous l'avons défini, on se trouve en présence, dans les con-

ditions actuelles de la nomenclature, de deux espèces ou variétés très voisines, susceptibles de vivre en parasites intermittents sur les oiseaux.

Pour la plupart des auteurs qui ont mentionné de semblables parasites, il s'agit de la *Phormia azurea* décrite par FALLÉN en 1816⁽¹⁾ sous le nom de *Musca azurea*. C'est à cette espèce en effet, que SCHINER⁽²⁾, dont l'autorité classique fait loi en la matière, a rapporté en 1862 la *Lucilia dispar* de L. DUFOUR après examen de deux individus obtenus par l'élevage des larves d'un nid d'hirondelle par cet observateur. SCHINER fait observer de plus que la *Musca azurea* de ZETTERSTEDT⁽³⁾ est différente de l'*azurea* de FALLÉN.

SCHIEFFER, d'après ROSSI⁽⁴⁾ (1848) obtint *Musca azurea* FALL. d'une nichée d'alouettes, BRAUER⁽⁵⁾ (1883) rapporte également à cette espèce la mouche issue de larves recueillies sous la peau d'un jeune moineau. SURCOUF et G. RINCONES (1912) ont fait de même pour les larves hémophages recueillies par DU BUYSSON dans les nids d'hirondelles, et COUTANT⁽⁶⁾ (1915) pour des larves analogues obtenues d'un nid de corbeau aux États-Unis.

Pour VILLENEUVE⁽⁷⁾, au contraire (1913), les larves hémophages observées par L. DUFOUR, et celles de DU BUYSSON doivent être rapportées à une espèce de Calliphorine voisine de la *Phormia azurea* de FALLÉN, et décrite par ZETTERSTEDT en 1838 sous le nom de *Musca sordida*. Cette opinion est basée sur l'examen du *type*. C'est sur l'appui de cet auteur que j'ai adopté le qualificatif de *Phormia sordida* dans mon précédent travail sur les larves hémophages recueillies par DU BUYSSON. RODHAIN et BEQUAERT (1916) ont fait de même et tout en considérant que *Phormia azurea* FALL. et *Ph. sordida* ZETT. doivent constituer des espèces très voisines, peut-être même des variétés plus ou moins constantes d'un même type spécifique, ils croient pouvoir affirmer que toutes les larves hémophages intermittentes d'Oiseaux de l'Europe et de l'Amérique du Nord appartiennent au seul *Phormia sordida*

(1) K. Vetensk. Ak. Förh. Stockholm, 1916.

(2) Fauna Austriaca, Fliegen, t. I, p. 585.

(3) Ins. Lapp. descrip. Dipt. 1838, p. 657.

(4) Syst. Verz. d. Zweiflügl. Ins. Oesterreichs. Vienne, 1848.

(5) Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, t. XLVII, 1883.

(6) Journ. of Parasit. Urbana, I, n° 3, mars 1915.

(7) Feuille des J. naturalistes, n° 512, août 1913.

ZETT. Il y aurait ainsi deux types de *Phormia* susceptibles de parasiter les oiseaux en Europe, *Phormia azurea* FALL. dont les premiers stades et la biologie larvaire ne sont pas précisés avec exactitude, et *Ph. sordida* ZETT. dont la vie larvaire hémophage est actuellement bien connue d'après les observations de L. DUFOUR, DU BUYSSON et les miennes.

Or, si l'on considère les caractères différentiels de ces deux espèces, ou variétés de *Phormia*, on voit qu'ils reposent uniquement sur un détail de coloration des cuillerons, à vrai dire très imparfaitement précisé.

Tandis que FALLÉN décrit à sa *Musca azurea* des cuillerons obscurcis (*squama nigricans*) dans les deux sexes, ZETTERSTEDT donne à sa *M. sordida*, décrite en 1838, des cuillerons blanchâtres à peine enfumés (*squamis albidis vix infuscatis*). C'est ce caractère qui, pour VILLENEUVE, puis RODHAIN et BEQUAERT, légitimerait la différenciation des deux formes : *Ph. azurea* caractérisée par des cuillerons rembrunis, *Ph. sordida* par des cuillerons blancs.

Mais les divergences mêmes des auteurs dans l'interprétation de la coloration des cuillerons, pour les deux espèces envisagées, montrent l'incertitude du caractère et n'en légitiment pas la valeur spécifique. C'est ainsi que ZETTERSTEDT ⁽¹⁾ en 1843 donne le qualificatif de *infuscanis*, aux cuillerons de la *M. azurea* de FALLÉN, alors qu'en 1838 il employait l'expression de : *squama nigricante* pour les définir, et pour sa *M. sordida* celle de : *squamis albidis vix infuscatis*. Par contre, SCHINER donne cette coloration comme jaunâtre (gelblich) pour la *Lucilia dispar* de L. DUFOUR qu'il rapporte à l'*azurea* de FALLÉN, tandis que L. DUFOUR de son côté la définit comme blanche (*calyptris albis*). On voit ainsi quelle confusion règne dans toutes ces descriptions.

Or, en reprenant l'étude de la question, d'après les exemplaires adultes que j'ai obtenus par l'éducation des larves hémophages, il m'apparaît de toute évidence que les différences de coloration dont il s'agit, invoquées par les auteurs comme caractères de valeur spécifique, doivent être simplement envisagées comme des différences d'ordre sexuel dans une seule et unique espèce.

(1) *Dipt. Scandin.* IV, 1843, p. 4334.

Tandis que les femelles de la *Phormia* des oiseaux ont des cuillerons blanchâtres à peine obscurcis, correspondant bien par suite à la description de *M. sordida* ZETT. (*albidis vix infuscatiss*), les mâles ont au contraire constamment des cuillerons plus profondément obscurcis, le supérieur à peine plus nigrescent que chez la femelle, l'inférieur très distinctement foncé (*nigricans*).

Aucun auteur ne paraît avoir suffisamment fait ressortir ces différences de nature sexuelle dans les descriptions; aussi s'ensuit-il la confusion qui règne actuellement dans cette nomenclature. L'espèce *sordida* de ZETTERSTEDT qui serait caractérisée par ses cuillerons blancs, a précisément été décrite en 1838 d'après la femelle seule. Rien d'étonnant dès lors à ce que cet auteur ne l'ait pas identifiée à l'*azurea* de FALLEN (*squama nigricans*). Bien que ZETTERSTEDT dise, d'autre part, avoir eu les exemplaires de FALLEN sous les yeux, il ressort d'une note de SCHINER⁽¹⁾ que la *M. azurea* de ZETTERSTEDT ne correspond d'ailleurs pas à celle de FALLEN et que par suite ZETTERSTEDT n'a pas reconnu la véritable *M. azurea* FALL.

D'après VILLENEUVE⁽²⁾ (1910) qui a examiné les types de la collection MEIGEN, au Museum de Paris, les *Musca azurea* ♂ et ♀ de MEIGEN⁽³⁾ (1826) constitueraient un mélange des deux espèces en litige. Le mâle qui a les cuillerons obscurs correspondrait à *M. azurea* FALL.; la femelle qui a les cuillerons blancs ne serait autre que *M. sordida* ZETT.. RODHAIN et BEQUAERT professent la même manière de voir. Mais, d'après ce que j'ai dit plus haut, il est vraisemblable que cette interprétation n'est pas exacte et qu'il convient en réalité de voir dans ces deux exemplaires les deux sexes d'une espèce unique, l'*azurea* FALL. comme l'avait défini MEIGEN.

Dès lors toute ambiguïté disparaît. L'espèce de ZETTERSTEDT n'est pas à retenir. Le véritable nom spécifique de la *Phormie* d'Europe dont les larves vivent en parasites intermittents hétophages dans les nids des oiseaux doit être celui de *Phormia azurea* FALL., si l'on s'en remet à l'autorité de SCHINER qui a fixé le plus anciennement la synonymie de la *Lucilia dispar* de L. DEFOUR. Nous ajouterons, de plus, que cette espèce hétophage est appa-

⁽¹⁾ *Fauna Austriaca*, I, p. 585.

⁽²⁾ *Deutsche entom. Zeitschr.*, 1910, p. 313.

⁽³⁾ *System. Besch. Europ. Zweifl. Ins.*, V, 1826, p. 63.

remment unique en Europe et constitue le seul représentant dans nos régions des Muscides à larves hémophages.

Il existe, en Afrique équatoriale, une deuxième espèce de larve de Muscide vivant en parasite hémophage aux dépens des jeunes oiseaux, c'est la larve de *Passeromyia heterocheta* découverte par RODHAIN et dont les auteurs belges ont précisé l'histoire qui est, à certains détails secondaires près, tout à fait analogue à celle de la précédente.

Enfin, il nous paraît exister dans l'Amérique du Nord, d'après les observations de COUTANT relatées plus haut, une troisième espèce de larve hémophage nidicole. Bien que rapportée par cet auteur à *Protocalliphora* (*Phormia*) *azurea* FALL. les caractères décrits aux larves (absence de collerette spiniforme délimitant un disque adhésif à la partie antérieure du corps, présence de protubérances anales) nous permettent d'affirmer qu'il ne s'agit pas de cette espèce. Il y aurait lieu de vérifier étroitement l'identification de la mouche adulte à laquelle l'auteur attribue une coloration bleu verdâtre, métallique, un peu dorée sur le dernier segment, qui n'est pas non plus absolument celle de la véritable *Phormia azurea*.

III. — HOTES ET PARASITES DE LA PHORMIE DES OISEAUX D'EUROPE

Les hôtes actuellement connus de la larve hémophage vivant dans le nid des oiseaux, en Europe, ne sont pas très nombreux. La mouche adulte a été obtenue de pupes provenant de nids d'hirondelles par L. DUFOUR, d'alouettes par SCHEFFER, de moineaux par BRAUER. M. H. DU BUYSSON, d'autre part, a recueilli les larves qu'il a bien voulu m'envoyer, dans les nids d'*Hirundo rustica*, de *Parus ater* (Mésange Petite charbonnière), de *Passer domesticus* (Moineau vulgaire). On a également signalé des larves nidicoles chez *Anthus pratensis*, *Cotyle riparia*, *Corvus* sp., mais leur identification reste douteuse ⁽¹⁾. Il apparaît cependant que le parasitisme de cette Calliphorine peut s'exercer chez des oiseaux très variés.

Comme je l'ai indiqué dans un travail précédent ⁽²⁾ les pupes

⁽¹⁾ Consulter pour la bibliographie de cette question RODHAIN et BEQUAERT, *l. cit.*, p. 247.

⁽²⁾ *Bull. Scientif. France et Belgique*, 7^e série, t. L, n° 4, 15 juillet 1917 p. 434.

de la Phormie des oiseaux peuvent être parasitées et détruites par le Chalcidien ptéromalide *Nasonia brevicornis* ASHM. C'est là le seul parasite actuellement connu de ce Muscide. *Nasonia brevicornis* paraît d'ailleurs s'attaquer largement en France aux pupes de Muscides nidicoles. J'ai reçu de M. BRUMPT tout un lot de pupes de Muscides sarcophages recueillies dans un nid d'hirondelles à Chantilly, qui étaient parasitées dans une proportion très élevée par le Chalcidien. Nul doute que ce parasite ne détruise un nombre considérable de pupes de *Phormia azurea*, dans la nature.

IV. — PHORMIA AZUREA ET LES MUSCIDES A LARVES ORNITHOPHAGES CUTICOLES

S'il n'existe dans nos régions qu'une seule espèce de *Phormia* dont les larves vivent en parasites hémophages intermittents sur les jeunes oiseaux, d'autres espèces de Muscides paraissent susceptibles en revanche de vivre à l'état larvaire en parasites permanents, dans la peau de ces mêmes hôtes. Là encore une confusion certaine s'est établie fréquemment avec la *Phormia azurea* FALL. soit que l'adulte n'ait pas été obtenu, soit qu'il ait été identifié d'une manière imprécise, ou erronée, à cette espèce.

En ce qui concerne notre *Ph. azurea* FALL., nous pouvons nous prononcer nettement contre l'attribution à cette espèce d'habitudes cuticoles franches. Sans doute les larves peuvent-elles cheminer sur la peau, entre les plumes, jusqu'à ce qu'elles aient rencontré un emplacement favorable pour la piqure. Mais ces larves ne sont pas plus aptes à vivre en parasites permanents sur le corps de leurs hôtes, que ne le sont celles des Auchméromyies parasites de l'homme et des mammifères. Même placées au contact de lésions cutanées, de blessures à vif, les larves de *Phormia azurea*, ne cherchent jamais à pénétrer dans les tissus ni à s'y fixer d'une façon permanente. Quand leur succion est achevée elles quittent la peau de l'hôte et regagnent les parois du nid.

Si l'observation de PARVAY-VAJNA (1909) citée par KEILIN (1)

(1) *Bull. Scientif. France et Belgique*, 3^e série, t. XLIX, n^o 1-2, 1915.

dans son Mémoire remarquable sur les Diptères Cyclorhaphes, est exacte quant à la nature spécifique du Diptère envisagé, la larve de l'*Onesia cognata* serait susceptible de vivre sur les oiseaux, dans des tumeurs. Elle aurait été rencontrée dans de telles conditions sur *Motacilla alba*. S'il en est bien ainsi, c'est vraisemblablement à ce Sarcophagide, si répandu en Europe, que devront être rapportés la plupart des cas de myiase observés en Europe chez les jeunes oiseaux. Il resterait à démontrer si un tel mode de parasitisme est occasionnel ou constant pour ce Muscide. Des observations plus nombreuses et précises seront nécessaires pour élucider définitivement ce dernier point.

En résumé, pour nous il ne saurait exister qu'un seul et unique type de Muscide dont les larves suceuses de sang vivent aux dépens des oiseaux en Europe ; ce Muscide doit être rapporté à la *Phormia azurea* FALL.. Cette espèce est purement hémophage, non cuticole. Elle est différente de l'espèce signalée comme ayant une biologie analogue, dans l'Amérique du Nord.

L'espèce dénommée *sordida* par ZETTERSTEDT doit être mise en synonymie avec la précédente, les caractères invoqués pour la distinction des deux espèces ne correspondant en réalité qu'à des différences d'ordre sexuel. Quant aux larves de Muscides productrices de Myiases et vivant dans la peau ou sur des plaies d'oiseaux elles n'ont rien de commun avec la Phormie hémophage, *Phormia azurea* FALL. dont les larves sont incapables de produire des tumeurs et de s'y développer d'une manière permanente.

FORMATION DU SAC OVIGÈRE ET FÉCONDATION DES ŒUFS

CHEZ LA *MYRIANIDA PINNIGERA* MONTAGU

Les auteurs qui ont eu l'occasion d'observer des Myrianides épigames ou d'autres Syllidiens à sac ovigère (VIGUIER, DE SAINT-JOSEPH, MALAQUIN) n'ont pas suivi le phénomène de la ponte ; aussi n'ont-ils pu expliquer la formation de la poche incubatrice.

Chez les Exogones, chaque œuf accomplit son développement à l'intérieur d'une vésicule ovigère, qui est située dorsalement ou ventralement et qui est l'homologue du sac ovigère ventral des Myrianides. Dans le travail de C. VIGUIER sur l'*Exogone gemmifera* (1887), on ne trouve aucun renseignement sur le mode de formation de ces vésicules ovigères.

POUR MALAQUIN (1893) la paroi du sac des Myrianides « est évidemment un produit de sécrétion des glandes muqueuses épidermiques, probablement des glandes qui sont si abondantes sur le bourrelet de la rame ventrale. L'apparence de cette membrane rappelle en tout point celle des tubes que sécrètent les Syllidiens ».

Le même auteur et GOODRICH sont les seuls qui aient donné à l'organe vecteur des Syllidiens épigames sa réelle physionomie. « Chez les Stolons, dit MALAQUIN, les néphridies acquièrent d'emblée le volume définitif qu'elles doivent avoir. La modification de la néphridie se manifeste tout d'abord par une dilatation du canal néphridien ⁽¹⁾. Même lorsque la néphridie prend la forme d'un sac volumineux, pendant la période de maturité sexuelle,

(1) ALBERT FR. (1887) avait déjà signalé chez les bourgeons mûrs de l'*Haplosyllis spongicola* Gr. une augmentation considérable du volume des néphridies, ainsi que la persistance de l'aspect glandulaire.

toujours les parois sont constituées par une seule couche de cellules de forme cubique, pourvues de cils vibratiles. Dans leur croissance secondaire, l'augmentation de volume des néphridies paraît plutôt produite par l'accroissement propre des cellules qui acquièrent une plus grande taille que par une prolifération nouvelle ».

GOODRICH (1900) a montré la différence qui existe entre le néphrostome et le large pavillon d'origine péritonéale qui se forme au moment de la reproduction.

Mais personne n'a compris la fonction sécrétrice de cet organe ; et le rôle qu'il joue dans la formation du sac ovigère chez les femelles est absolument méconnu.

Pour PRUVOT (1902) la néphridie modifiée n'est pas glandulaire. On connaît du reste le rôle mécanique qu'il lui attribue dans la locomotion ⁽¹⁾.

FAGE, observant chez la femelle mûre de l'*Odontosyllis etenostoma* Clp. (1906) la modification du tube néphridien que MALAQUIN a signalée, indique que « la paroi, devenue épaisse, est remplie de sphérules que le vert-lumière colore uniformément en vert » et que « chez la femelle mûre de la *Myrianida fasciata* M. EDW. des phénomènes analogues sont visibles ». Cet auteur démontre ensuite que l'abondance des sphérules acidophiles dans la paroi des tubes vecteurs témoigne de la recrudescence de l'activité excrétrice, en faisant remarquer que cette recrudescence accompagne la dégénérescence de l'intestin et de l'appareil musculaire.

Quant à la fécondation des œufs, VIGUIER — qui semble négliger l'obstacle que lui apportera la membrane du sac ovigère ou qui ignore l'existence de cette membrane solide chez les Exogones — dit « qu'elle s'opère sans doute après la ponte ». MALAQUIN croit « qu'elle s'effectue en même temps que la ponte ».

Parmi les Autolytès qu'on rencontre à Roscoff, j'ai recueilli un grand nombre d'exemplaires appartenant à une espèce considérée comme rare sur les côtes de France, la *Myrianida pinnigera* MONTAGU.

(1) Puvrot n'a pas constaté chez les femelles des espèces qu'il a examinées de transformation ni d'augmentation de taille notable dans les organes segmentaires des segments ovigères.

Toutes les *Sacsonereis* ⁽¹⁾ de cet Autolyté que je trouvais libres dans l'eau de mer portaient déjà leurs œufs dans un sac ovigère, tandis que les *Sacsonereis* les plus évoluées, au sens

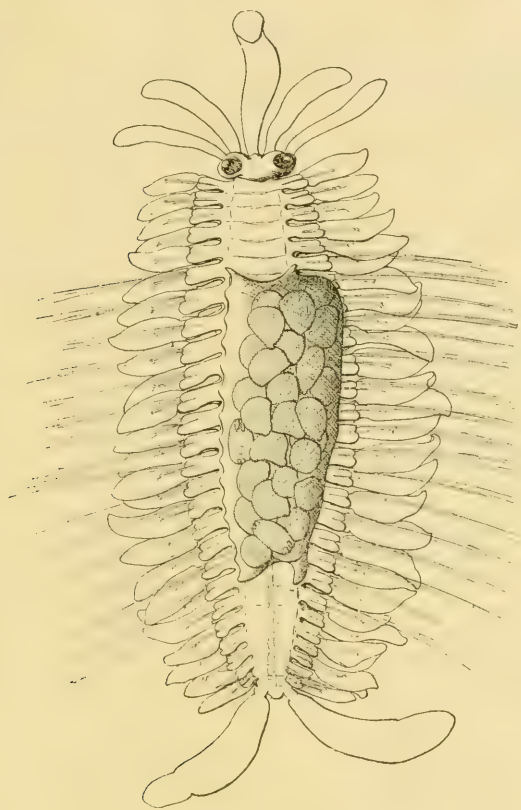


Fig. 1. — *Sacsonereis* de la *Myrianida pinnigera* Mont. Vue par la face ventrale. Esquisse d'après le vivant. Gr. 40 d.

épigamique du mot, mais encore solidaires des chaînes femelles, recueillies dans leur voisinage avaient encore leurs œufs dans

(1) A une époque où l'on ne connaissait pas encore leur signification biologique, les formes sexuées des Autolytes ont été décrites sous des noms différents comme deux genres nouveaux : *Sacsonereis* MÜLLER 1853, correspondant à la forme femelle, *Polybostrichus* OERSTED 1843, à la forme mâle. La *Sacsonereis helgolandica* A. MÜLLER et le *Polybostrichus Mülleri* KEFERSTEIN, par exemple, sont les deux formes sexuées de l'*Autolytus prolifer*, O. F. MÜLLER.

les chambres cœlomiques droite et gauche des segments génitaux.

Cette opposition suggérerait l'idée que le passage des ovules mûrs dans le sac incubateur doit se faire au moment où a lieu la scissiparité.

Dans le but de m'en assurer, j'ai suivi l'évolution des zoïdes constituant les chaînes femelles de la *Myrianida pinnigera* jusqu'au moment où, devenus libres, ces zoïdes représentent les Sacconereis à sac ovigère ventral que MALAQUIN (1893) a exactement décrites.

J'ai pu, de cette manière, assister à la formation du sac ovigère et au passage des œufs dans le sac, et j'ai été ainsi amenée à me demander comment peut s'effectuer la fécondation des œufs.

Chaque zoïde femelle possède dans chacun de ses segments moyens deux ovocytes; nous en donnerons ailleurs l'histoire. Pour l'instant, nous nous contenterons de savoir que, de bonne heure, les ovocytes se chargent de lécithe et qu'un zoïde dont la céphalisation n'est pas achevée renferme une série d'ovules déjà volumineux, blanchâtres, symétriques deux à deux par rapport à l'intestin qu'ils flanquent latéralement. Pendant l'accroissement du zoïde femelle et durant sa période de céphalisation chacun d'eux acquiert un volume considérable et comble la chambre cœlomique.

Parallèlement, dans les segments ovigères se développent des organes oviducteurs représentés par les figures 2 et 3. Ils occupent la situation des néphridies, dont ils ont l'allure générale. Toutefois, le néphrostome cilié des Myrianides ne ressemble en rien à ces vastes entonnoirs nus et plissés, qui sont comme de larges infundibulations des dissépiments. A l'entonnoir de l'organe oviducteur fait suite un col membraneux qui se dilate brusquement de façon à former une chambre aux parois épaisses, constituées par une seule assise épithéliale dont tous les éléments sont glandulaires. Cette partie de l'organe vecteur, souvent écrasée sur elle-même et d'ailleurs comprimée par l'ovule qui se développe dans la même chambre cœlomique, semble ne posséder qu'une lumière étroite infiniment ramifiée. En réalité sa cavité est grande et répond à la taille de l'ovule qu'elle recevra.

Entre cette dilatation et l'orifice de l'organe oviducteur s'étend le canal terminal. Ce canal, étranglé dans sa partie moyenne,

riche en fibres musculaires circulaires, traverse une partie de la cavité parapodiale et débouche à la base du parapode (face

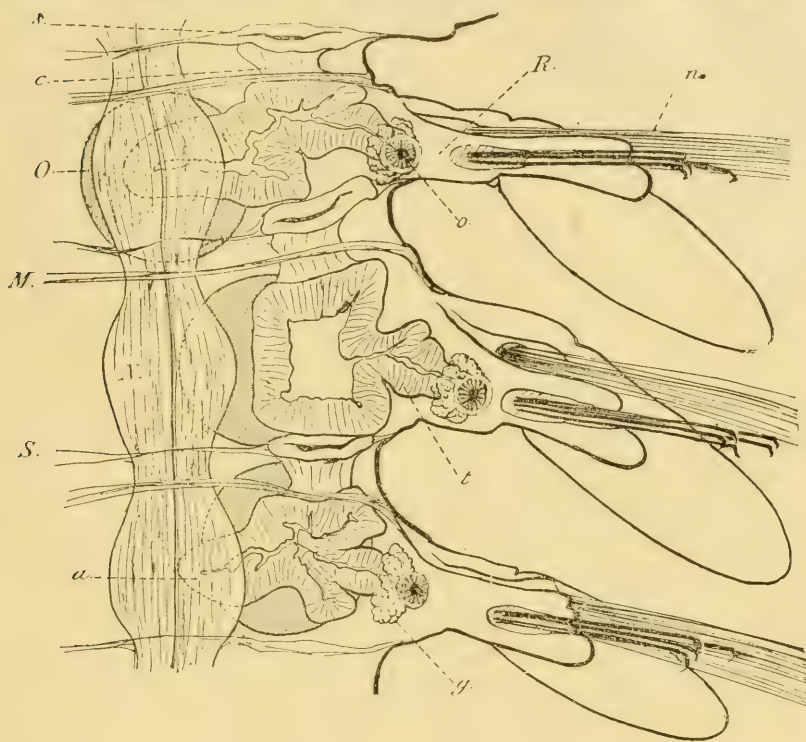


Fig. 2. — Les trois avant-derniers anneaux ovigères d'un zoïde femelle de la *Myrianida pinnigera*, vus par la face ventrale; le côté gauche des anneaux seul est représenté. Dessiné d'après l'animal vivant.

R, rame ventrale du parapode. En *n*, les soies natatoires, propres aux formes sexuées des Autolytès.

N, Chaîne nerveuse ventrale.

S, Dissépiement.

M, Bandelette musculaire interparapodiale.

O, Ovule [le lécihte est coloré en rose orange].

S, Entonnoir de l'organe oviducteur.

c, Col de cet organe.

a, Chambre de l'oviducte à parois glandulaires épaisses (1 seule assise épithéliale).

t, Canal terminal.

g, Glandes acineuses disposées en rosette autour de l'orifice, o du canal oviducteur.

ventrale). Un groupe de glandes acineuses forme une rosette

autour du renflement qui le termine. Lorsque l'ovule est parvenu à maturité, ces glandes se sont considérablement accrues et la disposition en rosette n'existe plus.

Au moment de la ponte, l'ovule qui distendait la paroi du segment et le dissépinement antérieur s'engage dans l'entonnoir. Sous sa pression, le col de l'entonnoir se déplisse lentement et l'ovule passe dans la chambre de l'organe oviducteur. On voit alors la paroi de cette dernière s'amincir et une couche mucoïde la séparer de l'ovule : les cellules épithéliales se sont vidées de leur sécrétion. Puis, le canal terminal se dilate et l'ovule pénètre dans

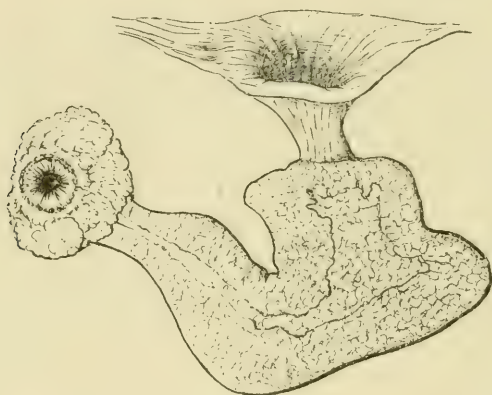


Fig. 3. — Organe oviducteur parvenu à son complet développement.

la lumière élargie ; il comprime ainsi, entre lui et la paroi du parapode, les volumineuses glandes acineuses qui rayonnent autour de l'orifice du canal oviducteur ; ces glandes se vident à leur tour de leur sécrétion qui, très fluide, mais très adhésive, vient s'étaler à la surface ventrale du segment ; elle rencontre vers la ligne médiane ventrale le liquide sécrété par les glandes symétriques. La rencontre de cette nappe avec celles du segment précédent et du suivant n'a lieu qu'à l'instant où les œufs, eux-mêmes enveloppés par la sécrétion des organes vecteurs, franchissent les orifices femelles.

Au contact de l'eau de mer, cette substance acquiert une consistance solide et forme une membrane résistante. Il est probable que le mécanisme de sa solidification est le même que celui de la chitine de la Sacculine du crabe. Y. DELAGE (1884) a fait con-

naître une maladie de la Sacculine « qui consiste en une hyper-sécrétion de chitine liquide dans l'épaisseur du manteau. Le liquide s'accumule dans cette membrane et forme un kyste volumineux. Tant que la paroi est intacte, la chitine reste liquide. Dès qu'on pique le kyste, la liqueur s'écoule, et si on la reçoit sur une lame de verre, on constate qu'elle se solidifie en quelques instants ». La paroi du sac ovière de la Myrianide prend vite l'aspect d'une membrane chitinoïde, tendue au-dessus de la

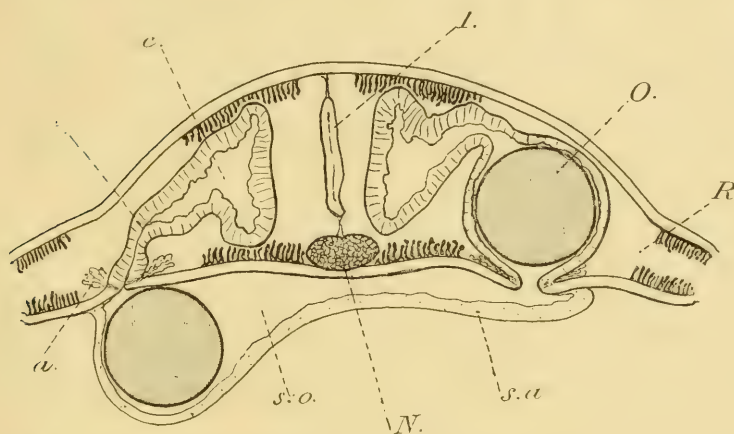


Fig. 4. — Coupe schématique, transversale d'une *Sacconereis* au moment de la formation du sac ovière.

O, Ovule.

I, Canal terminal.

S. a. Substance sécrétée par les glandes en rosette *a* et non encore solidifiée.

S. o. Substance sécrétée par le canal oviducteur *c*.

R, Parapode.

I, Intestin; non fonctionnel.

N, Chaîne nerveuse.

masse que forment les œufs; la solidification de la substance sécrétée par les glandes en rosette est donc aussi rapide que celle de la chitine liquide de la Sacculine.

Le fluide dans lequel nagent les œufs à l'intérieur du sac incubateur représente tout le liquide sécrété par les organes oviducteurs.

Le sac embrasse tout le champ ventral des segments ovières et la base de leurs parapodes; les orifices femelles y sont com-

pris. Après la ponte, les organes vecteurs diminuent de volume, mais ne disparaissent pas.

Examinons la question de la fécondation.

Puisque, au contact de l'eau de mer, la sécrétion des glandes en rosette devient résistante et seulement pénétrable aux échanges osmotiques, la fécondation ne peut s'effectuer qu'au moment où, cette sécrétion venant d'être déversée à la surface ventrale des segments génitaux, les œufs franchissent les orifices femelles. Les spermatozoïdes ont donc à franchir cette substance d'abord, puis celle qui enveloppe les œufs à leur sortie. Mais le temps durant lequel cette pénétration peut avoir lieu est bref; il faut donc admettre que des spermatozoïdes de *Myrianida pinnigera* se trouvent en grand nombre dans l'eau de mer qui baigne les *Sacconereis* mûres (1).

En fait, jamais je n'ai trouvé de *Polybostrichus* mûrs et libres, au voisinage immédiat soit de *Sacconereis* mûres et libres, soit de chaînes femelles à zoïdes voisins de la maturité sexuelle.

Mais de l'absence de ces formes mâles, on ne peut inférer qu'il n'y ait pas de spermatozoïdes dans l'eau de mer qui baigne les *Sacconereis* et les chaînes femelles, puisque j'ai trouvé des chaînes mâles dans les mêmes eaux.

Les individus mâles, libres, échappent-ils à nos recherches à cause de leur petite taille ou de leur agilité plus grande? L'observation au laboratoire des individus mâles et femelles, devenus libres, ne m'a révélé de différence, ni dans la vivacité d'allure, ni dans l'intensité des réactions vis-à-vis des excitations extérieures. Il est infiniment probable que l'émission des spermatozoïdes a lieu chez le *Polybostrichus*, comme la ponte des œufs chez la *Sacconereis*, au moment où se réalise la scissiparité. La vie du *Polybostrichus* libre serait de courte durée et cette raison pourrait suffire à expliquer l'absence de ces formes libres dans les eaux où je récolte à la fois les chaînes des deux sexes et les *Sacconereis* libres de la *Myrianida pinnigera*.

(1) On peut ainsi expliquer les cas, assez fréquents, où les œufs contenus dans le sac incubateur ne se développent pas; ces œufs n'auraient pas été fécondés. Malaquin, aussi, a observé que les œufs de certaines *Sacconereis* de l'*Autolytus Edwardsi* ne se segmentaient pas.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- KEFERSTEIN, 1862. — Untersuchungen über niedere Seethiere. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd., XII.
- EHLERS, 1864. — Die Borstenwürmer.
- CLAPARÈDE, 1868. — Annélides chétopodes du Golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève.*
- Y. DELAGE, 1884. — Evolution de la Sacculine. *Arch. Zool. exp.* 2^e série. T. 2.
- C. VIGUIER, 1884. — Sur l'*Exogone gemmifera* et quelques autres Syllidiens à gestation. *Arch. Zool. exp.*, 2^e série. T. 2.
- DE SAINT-JOSEPH, 1886. — Annélides Polychètes des côtes de Dinard. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 7^e série. T. 1.
- FR. ALBERT, 1887. — Ueber Fortpfl. *Haplosyllis spongicola*. *Mitth. Zool. St. Neapel.* Bd. VII.
- HORST, 1889. — On a remarquable *Syllis*. *Note Leyden Museum.* Vol. XI.
- MALACQUIN, 1893. — Recherches sur les Syllidiens. *Mém. Soc. Sc. Arts. Lille.*
- GOODRICH, 1895. — On the Cœlom, genital Ducts and Nephridia. *Quart. J. micr. Sc.* Vol. XXXVII.
- GOODRICH, 1902. — On the Nephridia of the Polychaeta. *Quart. J. micr. Sc.* Vol. XLIII.
- PRUVOT, 1902. — Modifications et rôle des organes segmentaires des Syllidiens à l'époque de la Reproduction. *C. R. Acad. Sc. Paris.*
- FAGE, 1906. — Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. *Ann. Sc. Nat.* T. III.
-

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE
DU « SYCOSOTER LAVAGNEI » PICARD ET J. L. LICHT.,
Hécabolide Parasite de l' « *Hypoborus*
ficus » Er.

SOMMAIRE

INTRODUCTION. — <i>Hypoborus ficus</i> , hôte de <i>Sycosoter Lavagnei</i> ; ses mœurs, ses autres parasites.	440
I. MORPHOLOGIE DU SYCOSOTER LAVAGNEI. — Existence d'aîlés et d'aptères; description de la femelle, description du mâle. Position systématique du genre <i>Sycosoter</i> . Le dimorphisme saisonnier . . .	442
II. BIOLOGIE. — Époques et mode de sortie; accouplement; ponte. L'œuf, description et mode de vie de la larve; nymphose dans un cocon	458

INTRODUCTION

Les Figuiers du Midi de la France sont constamment attaqués par un petit Scolytide : *Hypoborus ficus* Er. Celui-ci est lui-même parasité par un Hyménoptère de la famille des Braconides, que nous avons récemment fait connaître sous le nom de *Sycosoter Lavagnei* PICARD et J. L. LICHT. ⁽¹⁾, créant pour lui un genre nouveau dans la tribu des Hécabolides.

Nous nous proposons dans ce mémoire d'étudier ce parasite en insistant particulièrement sur sa biologie; mais nous jugeons utile auparavant de dire quelques mots des mœurs de l'hôte, ce qui permettra de mieux comprendre l'éthologie du *Sycosoter*.

L'*Hypoborus ficus* Er. est un Scolytide d'un gris plombé, pubescent, de 1 mm. 1/4 à 1 mm. 1/2. Il ne se nourrit que de Figuiers, minant en particulier les jeunes branches, qu'il préfère,

(1) PICARD, F. et J. L. LICHTENSTEIN, 1917. — Un Braconide nouveau *Sycosoter Lavagnei*, n. g., n. sp. [Hym.], parasite de l'*Hypoborus ficus* Er. [Col.]. — *Bull. Soc. Entom. France*. 1917. p. 284.

comme la plupart des Xylophages, mortes ou malades. Ses métamorphoses se passent sous l'écorce dont la face interne est également entamée par les galeries creusées à la surface du bois. Au moment de la ponte, la femelle pénètre dans l'écorce sous laquelle elle établit une chambre de ponte assez profonde, de forme irrégulière, allongée et disposée transversalement par rapport à l'axe de la branche. On y trouve toujours deux individus, un mâle et une femelle. Les œufs sont déposés au nombre de 24 environ, moitié d'un côté, moitié de l'autre de la galerie de ponte, dans de petites encoches sculptées sur les parois, et abrités dans un amas de sciure de bois. Ils sont pondus successivement ; ce sont ceux de la partie centrale de la chambre de ponte qui éclosent en premier lieu. La larve creuse dans une direction perpendiculaire ou oblique à la cavité centrale ; les galeries des diverses larves issues d'une même femelle sont ainsi disposées à peu près parallèlement entre elles. Elles s'élargissent très légèrement à mesure que les larves s'accroissent en taille ; au fur et à mesure aussi, elles sont comblées en arrière de celles-ci par leurs excréments qui sont tassés en un boudin occupant toute la largeur de la galerie. La nymphose s'effectue à l'extrémité de cette galerie qui, étant donnée la lenteur avec laquelle la larve avance, ne dépasse jamais huit à dix millimètres de longueur ; cette portion terminale est un peu plus approfondie que le reste du canal larvaire, mais imperceptiblement ou pas plus large (Fig. I). La larve ressemble à toutes les larves de Scolytides ; légèrement recourbée en arc, apode, pubescente, avec la région thoracique beaucoup plus large que l'arrière-corps, elle est d'une couleur blanc jaunâtre. Quant à la nymphe, entièrement blanche, elle est couchée dans sa loge, la face ventrale tournée vers l'écorce. L'imago n'a plus qu'à percer celle-ci pour venir au jour. On reconnaît facilement les branches malades à la grande quantité de ces orifices de sortie, ronds ou ovalaires, qui criblent leur surface.



Fig. I. — Fragment d'une branche de Figuier dont l'écorce a été soulevée pour montrer les galeries de l'*Hypoborus ficus* Er.

L'insecte se montre en tout temps ; le nombre de ses générations annuelles semble être de trois et peut-être davantage.

Ses dégâts, sans être des plus néfastes, ne sont pas à négliger, étant donnée la rapide multiplication de ce Scolyte. Cette multiplication est d'ailleurs entravée par de nombreux ennemis. Outre le *Sycosoter Lavagnei* PICARD et J. L. LICHT., nous pouvons citer deux espèces de Chalcidiens que nous n'avons pas encore déterminées ; leurs larves, également parasites externes, peuvent se distinguer de celles du Braconide, entre autres caractères, par leur pilosité, et en ce qu'elles ne tissent pas de cocon. Ces parasites sont toutefois moins communs que le *Sycosoter*.

Le principal rôle dans la destruction de l'*Hypoborus ficus* revient à un Acarien Tarsonémide, *Pediculoïdes ventricosus* NEWPORT, bien connu comme ennemi de beaucoup d'insectes xylophages, gallicoles et autres ; l'Hypobore n'avait pas encore été signalé parmi ses victimes, à en juger d'après la liste qu'en donne BLANC ⁽¹⁾.

Des larves de Coléoptères font aussi la chasse à celles de l'Hypobore. La plus répandue est celle de *Læmophleus hypobori* PERRIS, qui se rencontre d'une façon à peu près constante. Un autre Cucujide appartenant au même genre : *Læmophleus ater* OLIV., s'en nourrit également, mais est moins fréquent. Enfin les larves d'un Trogositide : *Nemosoma elongatum* L., font des carnages analogues dans les galeries du Scolytide.

Nous avons aperçu rarement une larve rosée de Cécidomyide, dans les galeries de l'*Hypoborus* ; nous supposons qu'elle trouve sa nourriture dans les déjections de celui-ci.

I. — MORPHOLOGIE DU « SYCOSOTER LAVAGNEI »

Les deux sexes du *Sycosoter Lavagnei* présentent des individus ailés et des individus aptères. Les mâles sont le plus souvent aptères ; chez les femelles, l'aptérisme paraît être saisonnier ; les ailés, se montrant surtout à la belle saison, sont l'exception au contraire en automne.

⁽¹⁾ BLANC, Dr G. R., 1913. — Revue générale de la famille des Tarsonémides. — *Bull. Soc. Etude et vulgarisation Zool. Agricole*. Bordeaux. Juin 1913.

Il n'existe d'ailleurs aucune autre différence entre ailés et aptères que l'absence d'ailes chez ces derniers. Notre description portera sur des individus munis d'ailes et s'appliquera donc également à ceux qui en sont dépourvus. Nous commencerons par l'étude détaillée de la femelle, nous contentant ensuite pour le mâle d'insister sur les seuls caractères qui lui sont particuliers.



Fig II. — *Sycosoter Lavagnei*. — Femelle ailée vue dorsalement. $\times 22$.

Description de la femelle. — La coloration de la femelle est d'un roux testacé clair; les ailes sont hyalines. Ses dimensions varient entre 1 mm. $\frac{1}{4}$ et 1 mm. $\frac{3}{4}$, mesures prises de la tête à l'extrémité de l'abdomen, sans la tarière. L'envergure atteint 3 mm. $\frac{1}{2}$ à 4 mm. (Fig. II).

La tête est bombée, transversale vue de haut, et un peu plus large que la base du thorax; brillante et testacée, des poils blanchâtres très épars garnissent sa surface. En arrière surmontant le cou, l'occiput est excavé et fortement rebordé; le vertex qui lui fait suite est entièrement lisse et porte les trois ocelles brun rouge, disposés en triangle, le médian en avant. Les tempes sont un peu plus courtes que la largeur des yeux qui se montrent arrondis et placés latéralement, un peu en dessous et en arrière de l'insertion des antennes. Celles-ci s'articulent sur le bord

supérieur du front, dans une légère encoche cuticulaire ; assez rapprochées l'une de l'autre à la base, elles sont à peine moins longues que le corps. On y compte 14 articles, quelquefois 13. Les deux premiers, plus courts et plus globuleux, se distinguent bien des suivants qui, à peu près égaux entre eux en longueur, augmentent quelque peu d'épaisseur jusqu'au sommet. Jusqu'au sixième article, les antennes sont jaune-clair et faiblement velues ; les autres d'un gris brunâtre se couvrent d'une pilosité assez longue disposée régulièrement en série de poils dirigés vers l'avant ; le dernier article est en pointe obtuse et rappelle celui



Fig. III. — *Sycosoter Lavagnei*. — Femelle aptère vue dorsalement. $\times 22$.

de *Doryctes gallicus* RHEINHARD, figuré par SEURAT ⁽¹⁾. Faisant suite au front, la face légèrement plus foncée que le dessus de la tête, est ridée transversalement mais irrégulièrement et peu distinctement ; des poils blanchâtres s'y fixent plus nombreux et plus serrés qu'ailleurs, moins cependant que sur l'épistome qui en porte plusieurs rangées. Ce dernier est largement échancré et excavé, laissant ainsi à découvert les pièces buccales (Fig. II, III et IV).

Celles-ci se décomposent en : un labre, une paire de mandi-

(1) SEURAT, M., 1899. — Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages. — *Ann. Sc. Naturelles*, 8^e série, t. X (Toutes les citations de cet auteur dans le cours de notre travail, se rapportent à ce mémoire).

bules, une paire de mâchoires et un labium. Le labre est une lame chitineuse ambrée, en trapèze allongé à petits côtés arrondis. Sa base, étroitement appliquée contre le rebord interne de l'épistome, en épouse la courbe. Il est orienté de haut en bas,



Fig. IV. — *Sycosoter Lavagnei*. — Tête de la femelle, vue de profil. — *a* : base de l'antenne; *e* : épistome; *m* : mandibules; *o* : ocelle; *p* : palpes maxillaires et labiaux; *y* : œil.

limitant le fond de l'échancrure épistomienne; par suite il demeure invisible sans préparation. Tout le long de ses bords



Fig. V. — *Sycosoter Lavagnei*. — Bord de l'épistome et labre (Pièces préparées en vue de rendre apparent le labre qui est déplacé de sa position normale).



Fig. VI. — *Sycosoter Lavagnei*. — Mandibule droite.

sauf à la base, sont insérés de nombreux poils remarquablement longs; il en existe de semblables en très petit nombre en son milieu (Fig. V). Les mandibules (Fig. IV, *m* et Fig. VI) sont très fortement chitinisées; leur base d'insertion très large et à contour

semi-circulaire, s'étend depuis l'échancrure de l'épistome jusqu'au bas de la tête. Leur forme peut être comparée à celle d'un cône évidé sur l'un de ses côtés. Elles sont bidentées, à dents courtes placées l'une au-dessus de l'autre en position normale.

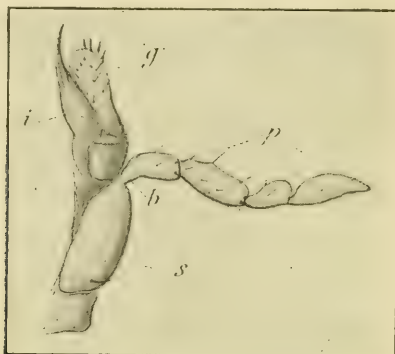


Fig. VII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Mâchoire droite. — *b* : ébauche d'un cinquième article du palpe ; *g* : galea ; *i* : sous-galea ; *p* : palpe maxillaire ; *s* : stipe.

On distingue sur les parois supérieure et inférieure de la mandibule, une zone velue à poils raides et serrés. En dessous des mandibules s'attachent les mâchoires et le labium, qu'il est difficile de séparer. Chacune des mâchoires (Fig. VII) nous montre un stipe portant le palpe maxillaire à quatre articles, plus longs que larges, l'avant-dernier étant le plus court. Il s'insère sur le stipe à son sommet externe, suit un court prolongement que l'on pourrait peut-être considérer comme le rudiment d'un cinquième article, mais qui ne présente pas, dans la plupart des cas, de séparation nette d'une part avec le stipe, d'autre part avec le premier article du



Fig. VIII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Labium.

palpe. Le bord interne du stipe est surmonté de deux lames ; l'externe ou galea est arrondie et couverte de poils sensoriels nombreux et de deux sortes ; l'interne ou sous-galea est en forme de sabre. Le labium (Fig. VIII) est placé entre les

mâchoires. Il se compose d'un mentum allongé de chaque côté duquel partent les palpes labiaux à trois articles. Les lames externes sont de courts prolongements pileux; quant aux internes elles sont soudées, donnant ainsi une sorte de lobe garni de nombreux poils très courts. Au repos, les palpes maxillaires et labiaux pendent sous la tête dans une direction antéro-postérieure (Fig. IV).

Nous ne décrivons pas en détail le thorax, relié à la tête par un cou étroit, car il est conforme à celui des autres *Braconides*. Il se présente avec une coloration testacée comme le reste du corps, d'un roux plus foncé, cependant, sur les côtés et sur le segment médiaire (métathorax des auteurs), et couvert de poils clairsemés. Le pronotum porte postérieurement un rebord saillant d'une teinte plus foncée, appliqué contre le bord antérieur du mésonotum qui est un peu aplati, lisse, luisant ainsi que l'écusson, lequel est davantage bombé. La surface du métathorax (postécusson des auteurs) présente des irrégularités; quant au segment médiaire, il est chagriné et muni en son milieu d'une fine carène longitudinale (Fig. II et III).

Les ailes antérieures (Fig. II) entièrement couvertes de microscopiques poils, s'élargissent jusque vers le dernier quart, pour ensuite s'arrondir largement; il existe une bordure de poils écartés, sur son bord antérieur, et une frange de poils plus serrés et plus longs sur le pourtour de sa courbure. La cellule radiale atteint presque le bout de l'aile; la deuxième nervure transverso-cubitale étant nulle, on ne compte que deux cellules cubitales séparées par la première nervure transverso-cubitale à direction très oblique; la première cubitale est pentagonale, la deuxième est allongée et va en s'élargissant jusqu'à l'extrémité de l'aile. La nervure récurrente aboutit à la première cubitale un peu avant le point de jonction des nervures transverso-cubitale et cubitale. Première cellule discoïdale fermée; la deuxième est ouverte à la base par suite de l'absence de la nervure médio-discoïdale. La nervure postérieure est interstitiale. Toutes les nervures sont d'un testacé pâle, cependant la costale est plus foncée; le point de jonction des nervures récurrente, transverso-cubitale et cubitale se montre éclairci. Le stigma est jaune ambré ainsi qu'une tache triangulaire au sommet de la cellule costale et une autre au-dessous des discoïdals, à la marge inférieure de

l'aile, épaissie en ce point pour former un petit rebord où vient s'accrocher l'aile de la deuxième paire. Les écailles sont brunes.

L'aile postérieure (Fig. II) parsemée de petits poils serrés, en porte une rangée de plus écartés sur la première moitié de son bord antérieur; vers le milieu de ce bord se trouve un petit faisceau de crochets: c'est par eux que cette aile s'attache au rebord de l'antérieure. Une frange de poils plus grands et serrés court tout le long du bord postérieur, de la base à l'extrémité. Il n'existe qu'une cellule fermée, la brachiale.

Les pattes (Fig. IX) sont toutes d'un jaune plus pâle que le reste du corps. Comme chez tous les Hyménoptères, le trochanter

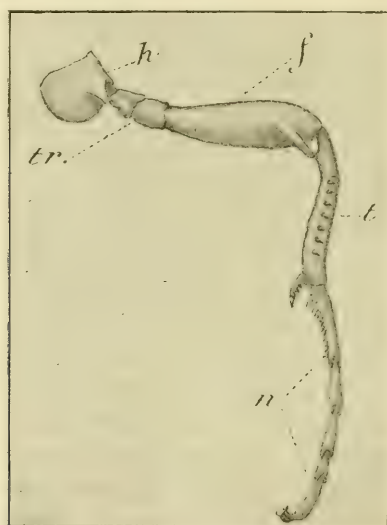


Fig. IX. — *Sycosoter Lavagnei*. — Patte antérieure. — *f* : fémur; *h* : hanche; *n* : tarse; *t* : tibia; *tr* : trochanter.

est biarticulé; il s'insère sur une hanche conique; ces parties sont munies de poils rares, courts et clairs, ainsi que la cuisse prolongée à l'extrémité interne par une apophyse venant s'appuyer sur une courte proéminence angulaire de la base du tibia; cette disposition interdit à la jambe de se replier sur le fémur et doit faciliter le travail du forage de l'écorce. Le tibia, de même

longueur que la cuisse, possède sur la face latéro-externe une série de cirres courts, outre des poils, et à son sommet interne, une forte épine courbée et dentée; cela pour les pattes antérieures; les deux paires postérieures ont une épine plus droite, moins longue et non dentée, et la longueur de leurs tibias dépasse un peu celle des fémurs. Les tarses antérieurs sont plus allongés, les intermédiaires et postérieurs de même longueur, que les tibias. Ils ont cinq articles à poils denses; les quatre premiers s'épaississant légèrement de la base au sommet, sont excavés au bout où pénètre la portion proximale conique de l'article suivant; le premier, qui possède une rangée de poils plus raides, est long comme les deux suivants réunis, lesquels vont en diminuant de longueur jusqu'au quatrième long comme la moitié du précédent; le cinquième, égal au second, se termine par deux crochets flanquant de part et d'autre le pulvillus. Les pattes sont assez allongées; les postérieures dépassent l'abdomen.

Celui-ci (Fig. X), chez la femelle, un peu plus long que la tête et le thorax réunis, d'un roux clair luisant plus foncé sur les

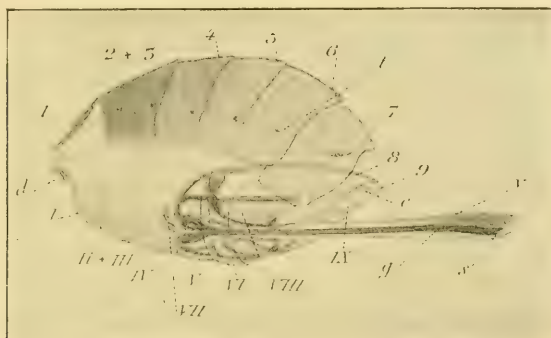


Fig. X. — *Sycosoter Lavagnei*. — Abdomen de la femelle, vu de profil. 1 à 9 : tergites des 9 segments; I à IX : sternites; c : cerques; g : gorgeret; d : sternite du segment médian (thorax); [s] : stylets; t : stigmate; v : valves.

anneaux médians, paraît de sept segments vu en dessus. En réalité il en compte neuf, dont les sept premiers portent latéralement une paire de stigmates placés sur les bords inférieurs des tergites. Le premier segment se distingue tout de suite des suivants par une teinte ambrée moins brillante, le tégument de

son tergite étant plus épaissi et imperceptiblement chagriné. Il est sessile et un peu plus large au sommet qu'à la base; celle-ci est ornée de deux fines carénules arquées n'atteignant pas le milieu, situées chacune de part et d'autre de la ligne médiane; les stigmates de la première paire se voient sur les bords externes des côtés du tergite relevés en carène. En dessous de ce premier segment, le ventre montre un sternite fortement chitinisé; il appartient au segment médiaire du thorax. Le sternite du premier anneau abdominal est semblable à ceux des autres segments abdominaux. Les deuxième et troisième segments sont étroitement soudés entre eux; on interprète comme double ce qui paraît être le deuxième segment par suite de la présence de deux paires de stigmates, la deuxième et la troisième, sur ses flancs; comme les tergites, les sternites correspondant à ces deux segments sont coalescents. Les trois segments suivants, portant chacun une paire de stigmates, sont semblables entre eux; mais le tergite du septième s'enfonce un peu sous celui du sixième, et d'autre part ses bords latéraux se prolongent bien plus bas que les précédents et enserrant le huitième segment; il porte aussi une paire de stigmates, la septième et dernière. Le huitième segment, fortement modifié, est invisible d'en haut; ses tergite et sternite constituent, avec le sternite du septième segment, l'armature génitale. Quant au neuvième ou segment anal, peu chitinisé et difficilement visible, il se trouve placé sous le huitième tergite. Tous les tergites sont lisses et parsemés de rares poils.

Nous ne parlerons que brièvement de l'armature génitale qui est identique à celle du *Doryctes gallicus*, bien décrite par SEURAT. Elle est couchée ventralement sous les sternites des cinquième et sixième segments et, vue de dos, on n'y distingue que les cercopodes et la partie distale de la tarière; c'est uniquement cette partie visible que les systématistes mesurent lorsqu'ils mentionnent la longueur de la tarière. Chez notre espèce elle atteint $1/4$ mm. à $1/2$ mm., étant beaucoup plus courte que l'abdomen et très faiblement incurvée vers le haut; mais en réalité elle a $3/4$ mm. à 1 mm. de la base du gorgeret à son extrémité. Le gorgeret est placé dans une gouttière limitée par les bandes chitineuses des deux parties symétriques du huitième sternite dont les bords latéraux postérieurs portent les valves. Celles-ci, de $1/2$ mm. de long, concaves sur leur face interne,

s'élargissent un peu en spatule au bout, et servent de gaine au gorgeret; leur base est claire et consolidée par une baguette chitineuse dentelée, leur dernière portion est brune et poilue.

Ce huitième sternite se présente avec la même structure que celui du *Doryctes gallicus*; de même le gorgeret avec son épaississement basal et ses arcs chitineux de fixation. Les stylets, logés dans la rainure du gorgeret, viennent s'insérer en s'écartant l'un de l'autre, passant ainsi de chaque côté de l'orifice vaginal, sur une lamelle chitineuse, antérieure par rapport au gorgeret, et considérée comme le sternite très réduit du septième segment. Ils sont incolores, sauf à l'extrémité où ils deviennent d'un brun foncé, élargis et dentés en scie. Le tergite du huitième segment est également disposé comme chez *Doryctes*; ses bords inférieurs sont étroitement appliqués sur leur sternite et ils sont solidifiés dorsalement par une tige chitineuse; il existe aussi une pièce triangulaire. Postérieurement, il est muni de deux petits cerques velus, de part et d'autre du segment anal. Des muscles, disposés comme les décrit SEURAT, meuvent ces diverses pièces au moment du forage et de la ponte.

Le vagin débouche en arrière du septième sternite entre les deux stylets écartés. Nous n'avons pas porté une attention spéciale aux deux ovaires; ils paraissent composés respectivement de deux gaines ovigères donnant chacune naissance à six œufs, de sorte que la femelle doit être capable de pondre vingt-quatre fois. Ces œufs sont tous mûrs en même temps.

Description du mâle. — Le mâle est généralement plus petit et plus grêle; sa taille, pouvant dépasser celle de la femelle, mesure de 1 mm. jusqu'à 2 mm. Il est en outre d'une couleur plus foncée, surtout chez les gros exemplaires. Ses antennes également de 13 ou 14 articles, rarement 12, sont un peu plus longues et plus épaissies au bout; les palpes ont des articles plus allongés. Mais c'est surtout par la forme de l'abdomen qu'il diffère de la femelle (Fig. XI et XII).

Celui-ci (Fig. XIII et XIV) compte, de même, neuf segments dont les sept premiers sont munis chacun d'une paire de stigmates. A part le premier, la forme de ces segments est tout à fait spéciale et mérite une description approfondie. Rien à dire sur le premier, de forme et de couleur identiques à celui de la femelle;

le reste de l'abdomen se présente différemment selon que le mâle est au repos ou en accouplement.

Au repos (Fig. XI) l'abdomen est longuement conique, plus étroit et plus long que chez la femelle, avec sa plus grande largeur vers le quart antérieur. Les deuxième et troisième segments, lisses et luisants, sont coalescents mais seulement sur la partie dorsale

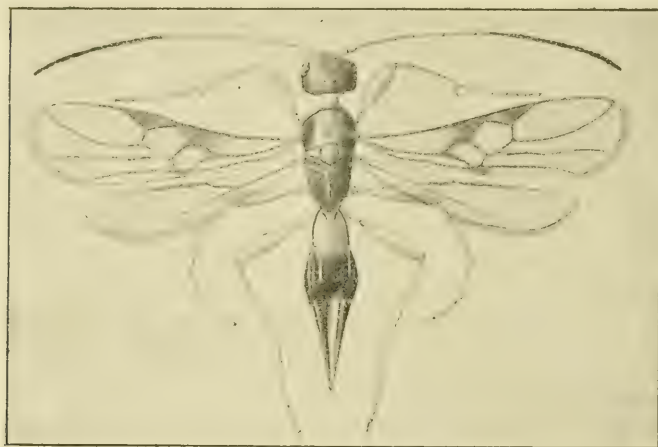


Fig. XI. — *Sycosoter Lavagnei*. — Mâle ailé vu dorsalement. $\times 22$.

du tergite, laquelle est limitée latéralement par deux lignes chitineuses épaissies; une suture subsiste sur les flancs des tergites qui portent les deux paires de stigmates (Fig. XIII et XIV). Les sternites sont aussi soudés entre eux. Les segments suivants sont plus allongés et diminuent de largeur jusqu'au dernier; ils s'emboîtent les uns dans les autres, et incurvés sur la partie dorsale qui est concave, leur ensemble constitue ainsi une large gouttière limitée par deux bourrelets convergents à l'extrémité qui est terminée par l'appareil copulateur. La couleur des tergites, d'un brun foncé presque noir sur les deuxième et troisième, va en s'éclaircissant sur les bourrelets latéraux, le fond de la gouttière restant testacé; ils portent tous des poils à leur sommet.

Cet abdomen est capable de se distendre fortement. A l'état d'extension, on saisit bien les détails de sa structure (Fig. XII, XIII et XIV). Les deuxième et troisième segments restant sans

modifications, les suivants se dévagent les uns des autres ; l'abdomen s'allonge ainsi considérablement ; il peut en outre se rabattre vers le bas, le quatrième segment s'articulant sous le tergite du troisième ⁽¹⁾ (Fig. XIII). Chacun de ces segments est constitué dorsalement par un tergite membraneux ; les seules

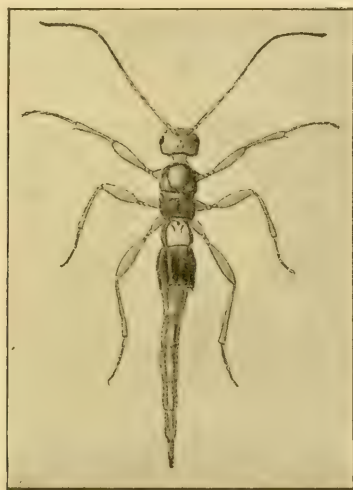


Fig. XII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Mâle aptère vu dorsalement ; son abdomen est en extension. $\times 22$.

pièces fortement chitinisées sont représentées par deux tigelles, probablement apodèmes d'insertions musculaires, disposées sous le tergite, de part et d'autre, latéralement. L'ensemble de ces tigelles imbriquées dans les segments télescopés, forme les bourrelets de l'abdomen au repos. Dans le quatrième segment ces tigelles sont simples ; dans les autres, jusqu'au septième inclus, elles ont l'allure d'une fourche à branches paires antérieures, l'impaire se logeant dans la fourche du segment suivant (Fig. XIII et XIV). Ces quatre segments portent chacun une paire de stigmates à périclème peu chitinisé, par suite difficilement visible. Leurs sternites n'offrent aucune particularité. Le huitième segment ne porte pas de stigmates et ses tigelles chiti-

(1) Dans notre note préliminaire nous parlons de l'articulation du cinquième anneau sous le tergite du quatrième ; c'est quatrième et troisième qu'il faut lire.

neuses sont simples et peu marquées ; nous n'avons pu réussir à y voir les cerques que SEURAT figure chez le mâle du *Doryctes gallicus*. Le segment anal est caché par le huitième.

L'appareil copulateur (Fig. XIII et XIV, *p* et Fig. XV), dépendance du huitième sternite, s'attache au bout de l'abdomen, sous le neuvième segment. Il comprend les mêmes parties que chez *Doryctes*. Cependant ici la plaque basilaire est beaucoup plus étendue et munie d'une pointe basale (Fig. XV, *b*). Les deux branches du forceps (Fig. XV, *f*) allongées également,

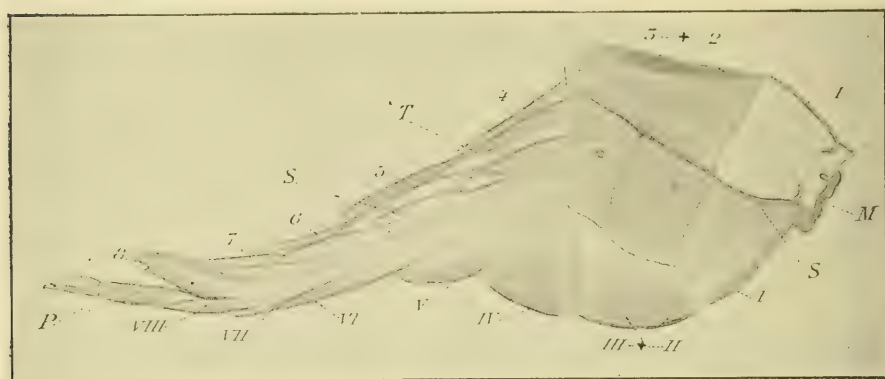


Fig. XIII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Abdomen du mâle vu de profil (extension incomplète ; les premiers segments sont vus de trois-quart). 1 à 8 : tergites ; I à VIII : sternites des 8 premiers segments ; M : sternite du segment médiaire (thorax) ; P : appareil copulateur ; S : stigmate ; T : tigelles tergaux.

s'articulent sur elle et englobent le pénis terminé par les crochets (Fig. XV, *p*) et serré par les deux pièces de la volsella (Fig. XV, *v*).

Cet ensemble est très protractile (Fig. XIII et XIV).

A cet état d'extension, l'abdomen est d'une coloration très claire et les membranes tergaux distendues ne montrent plus si nettement la gouttière caractéristique de la position de repos. Dans sa dernière partie, il est très mince par rapport à l'épaisseur de sa région antérieure (Fig. XIII). La plupart des mâles meurent avec l'abdomen en cet état ; nous verrons plus loin ces dispositions entrer en jeu au moment de l'accouplement.

Un point intéressant de cette description est relatif au labre, dont la position ne nous paraît pas avoir été bien définie par les auteurs chez les Cyclostomes. On définit en général la division des Cyclostomes dans les Braconides, par l'existence d'un hiatus



Fig. XIV. — *Sycosoter Lavagnei*. — Abdomen du mâle vu dorsalement. — Etat d'extension (mêmes lettres que pour fig. XIII).

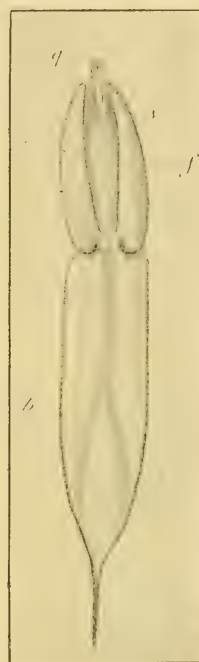


Fig. XV. — *Sycosoter Lavagnei*. — Appareil copulateur du mâle; *b* : plaque basilaire; *f* : forceps; *q* : pénis et ses crochets; *v* : volsella.

semi-circulaire entre l'épistome et les mandibules. Chez les autres Braconides, cette ouverture se trouve obturée par le labre qui prolonge l'épistome ; mais les auteurs restent muets sur ce que devient le labre lorsque l'épistome est dit excavé. Nous avons démontré en décrivant le *Sycosoter Lavagnei*, qu'il est simplement repoussé pour former le fond de cette excavation, et

il y a tout lieu de supposer qu'il en est de même chez tous les Cyclostomes.

Le genre *Sycosoter* PICARD et J. L. LICHT., qui se place tout naturellement parmi les Hécabolides, est certainement très voisin du genre *Ecphylylus* FÖRSTER. La nervulation alaire est identique et nous avons jugé utile, le genre *Ecphylylus* restant encore mal connu, d'examiner, en vue de comparaison, une espèce de ce genre, voisine de *Ecphylylus silesiacus* RATZ. et probablement nouvelle. Cela nous a permis de nous assurer que les deuxième et troisième segments sont coalescents également chez ce genre, caractère dont les descripteurs ne font aucune mention. Nous avons donné aussi comme particularité du genre *Sycosoter* la dimension de la tarière par rapport à l'abdomen ; nous l'avons comparé en effet aux espèces d'*Ecphylylus* que cite MARSHALL ⁽¹⁾ dans sa Monographie et qui l'ont beaucoup plus longue que l'abdomen. Cependant ASHMEAD ⁽²⁾ et ROHWER ⁽³⁾ ont décrit des *Ecphylylus* américains à tarière plus courte que l'abdomen.

Nulle part nous n'avons trouvé de renseignements sur le nombre d'articles des palpes d'*Ecphylylus*. L'examen de ces appendices chez notre *Ecphylylus* n. sp., nous a montré que si les labiaux ont également trois articles, les maxillaires en ont nettement cinq ; chez *Sycosoter* il nous paraît difficile d'interpréter comme un article le rudiment basilaire du premier. Mais cette question du nombre d'articles des palpes chez les Braconides n'est pas considérée comme ayant une grande valeur dans la systématique.

Il ne saurait en être de même de la structure aberrante et unique parmi les Braconides, de l'abdomen du mâle de *Sycosoter* ⁽⁴⁾. Ce caractère ajouté à celui de la présence d'aptères et d'ailés dans les deux sexes, nous paraît plus que suffisant pour maintenir notre espèce dans un genre à part.

Le dimorphisme sexuel que l'on observe chez certains Braconides, comme les Pambolides et les *Spathius*, où les mâles seuls

⁽¹⁾ MARSHALL, T. A. 1888. — Les Braconides, t. IV du *Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie*, d'ANDRÉ, Beaune.

⁽²⁾ ASHMEAD, 1896. — *Trans. Amer. Ent. Soc.*, vol. 23.

⁽³⁾ ROHWER, S. A. 1913. — Descriptions of Thirteen new species of parasitic Hymenoptera and a table to certain species of the genus *Ecphylylus*. — *Proceed. U. S. Nation. Museum*, vol. 45, n° 1991.

⁽⁴⁾ On ne rencontre une structure analogue que chez les mâles des *Blastophaga* Grav., et genres voisins, Chalcidiens très aberrants.

sont ailés, ne saurait être comparé au cas du *Sycosoter* dont les deux sexes sont dimorphes. Pour trouver quelque chose d'analogue, il faut chercher des exemples dans d'autres familles d'insectes, où il se rencontre des formes ailées et aptères, mais surtout des brachyptères et des macroptères; ainsi chez beaucoup d'Hétéroptères, chez les mâles de quelques Cochenilles (*Parlatoria Blanchardi* TARGIONI, *Leucaspis pusilla*, etc.), chez les femelles de certains Proctotrypides, tels que *Cephalonomia formiciformis* Wstw. et *Scleroderma domesticum* Latr., et les mâles de *Blastophaga psenes* L. (Chalcidien) d'après FRITZ MÜLLER; chez quelques Coléoptères, en particulier les Psélaphides (*Faronus Lafertei* A.) et chez divers Gryllides et Acridiens.

Mais c'est chez les Chalcidiens que l'on rencontre l'exemple de dimorphisme présentant le plus d'analogie avec celui du *Sycosoter*. Ce sont les espèces du genre *Isosoma* Wlk., où on le constate (*Isosoma tritici* FICHT., *I. grande* RILEY). Là, les adultes issus des nymphes d'hiver sont aptères pour la grande majorité; ceux d'été sont au contraire ailés dans les deux sexes et de plus grande taille que les autres. L'influence saisonnière paraît donc ici bien établie; on peut se demander toutefois si la température est le seul facteur agissant dans l'avortement des disques imaginaires alaires, et WEBSTER et REEVES⁽¹⁾ attribuent la différence entre les deux générations à la nourriture succulente au printemps dans les tiges tendres des céréales, moins riche en été dans les chaumes déjà desséchés.

Chez le *Sycosoter* le dimorphisme saisonnier n'est pas aussi absolu que chez les *Isosoma*, et la nymphe est d'ailleurs abritée dans un cocon qui doit la protéger contre les variations extérieures. Il paraît donc difficile d'expliquer l'aptérisme par une simple influence de la température. D'un autre côté le régime est toujours le même; cependant la quantité de nourriture varie, le parasite s'attaquant à des larves de grosseurs inégales, et nous avons pu remarquer que les ailés sont d'une taille supérieure à celle des aptères. On pourrait donc admettre qu'une nutrition insuffisante en réduisant la taille de l'adulte, agit aussi en entravant le développement des disques alaires. Mais nous ne pou-

(1) WEBSTER, F. M. and Geo I. REEVES, 1909. — The wheat strawworm (*Isosoma grande* RILEY). — U. S. Dep. of Agric. Bur. of entomology, Circul. n° 106, 13 may 1909.

vons conclure d'une façon formelle sur les causes de l'aptérisme ; tout au plus pourrait on supposer que la nutrition joue un rôle prépondérant parmi d'autres facteurs complexes. Si, comme le croit DEWITZ, l'aptérisme est sous la dépendance de phénomènes asphyxiques, ce ne peut être que d'une façon secondaire, l'asphyxie résultant de l'action de facteurs extérieurs tels que le froid, etc.

II. — BIOLOGIE

Les adultes commencent à apparaître dès le mois d'avril, et leur sortie s'échelonne pendant toute la belle saison jusqu'au début de novembre. Il est donc difficile d'évaluer exactement le nombre de leurs générations ; il en existe au moins deux, mais plus probablement trois. Les femelles de printemps sont presque toujours ailées ; au contraire en automne il éclot surtout des aptères. Les mâles ailés sont toujours exceptionnels même au printemps.

Il est assez facile d'observer leur sortie par un examen attentif des branches de Fignier. L'imago déchire son cocon vers l'extrémité correspondant à la tête de la nymphe ; il en résulte un orifice arrondi à bords irréguliers, immédiatement au-dessus duquel l'insecte se trouve arrêté par l'écorce qu'il perfore aussitôt à l'aide de ses mandibules. D'ailleurs, l'épaisseur de l'écorce avait été légèrement diminuée par le travail de la larve de l'Hypobore. Lorsqu'on assiste à un début d'éclosion, on voit d'abord apparaître, à la surface de la branche, un trou central que l'insecte agrandit peu à peu par des mouvements de rotation de la tête qui seule est mobile à ce moment, le reste du corps étant encore emprisonné dans le cocon. Une fois terminé, cet orifice est arrondi et du diamètre de la tête (Fig. XVI, *s*,) ; il est toujours aisé de le distinguer des trous de sortie de l'Hypobore qui sont beaucoup plus larges (Fig. XVI, *h*). L'adulte, qui semble faire de violents efforts, se dégage peu à peu ; les antennes se libèrent, puis les pattes antérieures qui s'accrochent au bord de l'ouverture et servent de point d'appui à l'Hyménoptère. Ces manœuvres durent un quart d'heure jusqu'à son entière délivrance.

Aussitôt après sa sortie, l'insecte est très actif et parcourt rapi-

dement les branches. Nous ne l'avons jamais vu prendre de nourriture. On sait que cela est assez fréquent chez les Hyménoptères parasites; chez quelques-uns même la disposition du tube digestif rend son fonctionnement impossible. Les ailés se conduisent comme les aptères, et s'ils sont capables de voler, ne vont jamais bien loin; les uns comme les autres ne doivent abandonner que rarement les branches où ils ont pris naissance. Elles contiennent

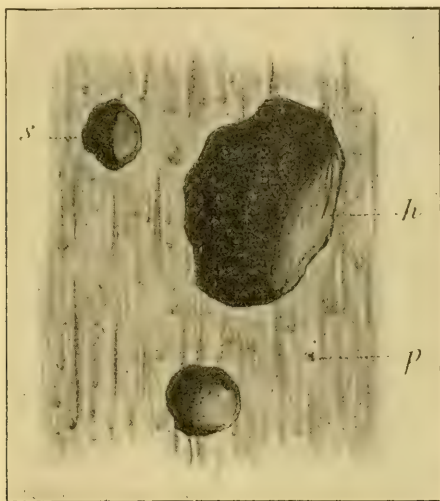


Fig. XVI. — Fragment d'écorce de Figuier avec orifice de sortie d'*Hypoborus ficus* (h), orifices de sortie (s) et de ponte (p) de *Sycosoter Lavagnei*.

d'ailleurs presque toujours des Hypobores à tous les stades, ce qui leur permet d'assurer leur ponte sans avoir à émigrer. Les mâles et les femelles éclosant en même temps, l'accouplement se fait très peu de temps après la sortie: les femelles trouvées dans les sacs d'élevage et isolées en vue d'observations paraissaient avoir toutes été fécondées; mises en présence de mâles, nous ne les avons jamais surprises en train de s'accoupler, quoique nous les ayons vu pondre ultérieurement.

Le rapprochement des sexes a été observé chez des individus éclos sous nos yeux. C'était toujours entre aptères. Nous avons pu vérifier la possibilité d'accouplement entre aptères et ailés une seule fois; il s'agissait d'une tentative de coït entre un mâle

aptère et une femelle ailée, qui n'a pu avoir de résultat par suite d'un accident survenu à cette dernière.

Un mâle rencontrant une femelle vierge débute par des attouchements d'antennes, puis va se placer rapidement en arrière de celle-ci et grimpe sur son dos. Après de nouvelles caresses antennaires, il se recule subitement ne se maintenant sur elle qu'au moyen des pattes antérieures qui s'accrochent aux segments dorsaux de l'abdomen ; il est arc-bouté d'autre part sur ses deux autres paires de pattes, prenant appui très en arrière sur l'écorce du figuier. L'avant-corps du mâle est ainsi orienté obliquement



Fig. XVII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Accouplement.

par rapport à la femelle ; son abdomen se recourbe à angle aigu, au niveau de l'articulation du quatrième segment avec le troisième, sous le ventre de l'autre conjoint ; les segments suivants, qui à l'état de repos sont télescopés, se dévagincent, de sorte que l'abdomen est considérablement allongé (Fig. XVII). Son extrémité, portant l'appareil copulateur, se trouve ainsi juste au niveau de l'orifice génital femelle et le pénis doit y pénétrer. Nous n'avons pas pu vérifier si les branches du forceps saisissent la base renflée du gorgeret comme le suppose SEURAT à propos du *Doryctes gallicus* RHEINHARD. Durant toutes ces manœuvres la femelle reste immobile ; ses antennes seules s'agitent de temps en temps. Il est important de noter la position de la tarière qui se maintient dans sa direction habituelle ou se relève très légèrement. Cela est peut-être en rapport avec la conformation et la façon de se comporter du mâle. Les faits observés par SEURAT chez les Braconides qu'il a étudiés, dont les femelles replient leur tarière le long de la face ventrale durant l'accouplement et dont les mâles ne présentent pas la structure aberrante du *Sycosoter Lavagnei*, semblent venir à l'appui de notre manière de voir.

L'acte de la fécondation est très rapide ; les deux insectes demeurent à peine unis quelques minutes, souvent même une minute suffit. Ils se séparent ensuite.

Il est probable que, comme chez d'autres Braconides, les mâles de *Sycosoter* sont susceptibles de féconder successivement plusieurs femelles ; quant à celles-ci, elles ne doivent s'accoupler qu'une seule fois, puisque toutes celles écloses dans nos sacs d'élevages, et qui y avaient été fécondées certainement, n'ont jamais attiré les mâles en compagnie desquels nous les avons placées.



Fig. XVIII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Femelle en train de forer son trou de ponte à travers l'écorce du Figuier.

Les femelles fécondées circulent lentement sur l'écorce du Figuier. Les antennes sont maintenues horizontales ; de temps en temps elles s'abaissent alternativement et viennent toucher le substratum de leur extrémité. A certains moments on voit l'animal s'arrêter et, demeurant quelques instants immobiles, se dresser sur ses pattes en abaissant l'abdomen comme s'il allait pondre, puis reprendre sa marche : il est à la recherche des larves de l'Hypobore.

Lorsqu'il a trouvé un endroit favorable, ce dont il se rend compte sans avoir toujours besoin de palper l'écorce des antennes, on peut assister à tous les préliminaires de la ponte qui sont laborieux et demandent souvent plus de deux heures. La femelle tend ses pattes et recourbe l'abdomen vers le bas. La tarière se replie vers le ventre ; le gorgeret prend une position verticale tandis que les valves, qui l'enserrent encore sur la plus grande partie de sa longueur, sont obligées de se couder à la base, leur insertion étant postérieure (Fig. XVIII et Fig. XIX, A).

S'appuyant sur l'écorce, les stylets commencent à l'entamer

grâce à la rotation dans un sens et dans l'autre du gorgeret, et à des mouvements de haut en bas et de gauche à droite de l'abdomen. Le forage se poursuit lentement dans les mêmes conditions et semble coûter beaucoup d'efforts à l'insecte qui prend parfois de courts instants de repos (Fig. XVIII). De temps en temps la tarière remonte jusqu'à sortir presque entièrement, ramenant les déchets du bois travaillé qui se déposent à la surface autour du trou (Fig. XVI, *p* et Fig. XIX, B). L'écorce, dont l'épaisseur est moindre que la longueur de la tarière, se trouve enfin percée, et celle-ci est en contact avec la larve de l'hôte. C'est à ce moment certainement qu'elle pique la victime. Il nous a semblé en effet que les larves d'*Hypobore* parasitées, examinées aussitôt après le dépôt de l'œuf, ne réagissent que faiblement aux excitations, tout en restant bien vivantes et capables de rejeter leurs excréments, comme c'est souvent le cas chez les insectes capturés par les Hyménoptères prédateurs. On sait en effet que chez les Braconides il existe une glande à venin dont le canal excréteur débouche à la base du sillon du gorgeret.

L'insecte est prêt à pondre. Les auteurs ne donnent aucun détail précis sur la façon dont l'œuf est transporté de la vulve à la victime, chez les Braconides parasitant les Xylophages et l'on pourrait croire en lisant certains d'entre eux que l'œuf glisse dans la tarière. Pour les Cynipides cependant, ADLER ⁽¹⁾ a décrit un mode de ponte analogue à celui que nous avons observé chez *Sycosoter*, la tarière ne jouant qu'un rôle de refouloir; mais BEYERINCK ⁽²⁾ a nié ces faits, en s'appuyant sur des expériences qui semblent concluantes pour démontrer que l'œuf passe par la tarière en s'étirant. Chez le *Sycosoter Lavagnei* tout au moins les choses nous ont paru se passer bien différemment. Lorsque le forage tire à sa fin, on voit déjà l'œuf, arrivé dans le vagin, distendre les téguments en arrière de la base du gorgeret (Fig. XIX, B). Au moment de le libérer la femelle abaisse l'abdomen jusqu'au contact de l'écorce et le relève rapidement; dans ce court espace de temps, l'œuf sortant du vagin entre la base des deux spicules est déposé au niveau de l'orifice de ponte dans lequel la

(1) ADLER, H. 1881. — Ueber den generationswechsel der Eichengallwespen. — *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*.

(2) BEYERINCK, M. W. 1882. — Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. — *Ver. Akadem. d. Wissensch. Amsterdam*.

tarière est engagée à fond, entre les deux valves à leur extrémité (Fig. XIX, C). Par l'exhaussement rapide de l'abdomen la tarière se trouve dégagée; elle agit aussitôt comme un refouloir pour entraîner l'œuf dans le trou et le pousser jusqu'au fond. L'œuf ne passe donc pas par la gouttière du gorgeret, qui ne doit servir que de fourreau aux spicules et de canal d'écoulement au venin; cette rainure est d'ailleurs d'un diamètre bien inférieur à celui de l'œuf.

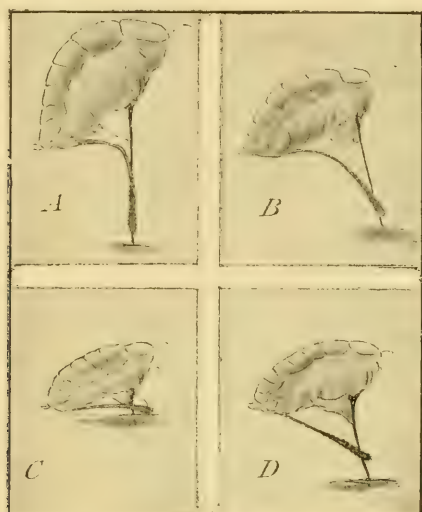


Fig. XIX. — Différentes positions de l'abdomen du *Sycosoter Lavagnei*, durant le forage et la ponte. — A : début du forage; B : forage du trou de ponte; l'animal retire sa tarière pour vider les déchets de bois; l'œuf gonfle les téguments qui entourent le vagin; C : dépôt de l'œuf; D : fin de la ponte, l'animal retire sa tarière.

Les manœuvres de la ponte s'effectuent avec une célérité qui contraste avec la lenteur du percement de l'écorce et qui en rend l'observation peu aisée. Dès que le refoulement de l'œuf au fond du trou s'est produit, la tarière est retirée en glissant entre l'extrémité des valves tenues horizontales ou très obliques (Fig. XIX, D) et l'insecte s'éloigne pour pondre à nouveau. L'intervalle entre la ponte de deux œufs n'a pas été observé.

Après les actes de l'accouplement et de la ponte la durée de la vie ne dépasse guère une quinzaine de jours. Cette durée n'a

été notée que pour la génération d'automne et dans nos cristallisoirs d'étude. Les données manquent pour les insectes de printemps.

Si nous soulevons délicatement un fragment d'écorce juste à l'endroit où le *Sycosoter Lavagnei* vient de forer, nous trouvons immédiatement sous le trou de ponte la larve de l'Hypobore dans sa galerie. L'œuf du parasite est placé extérieurement sur n'importe quelle partie du tégument de cette larve. Si donc il

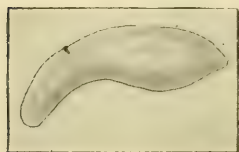


Fig. XX. — *Sycosoter Lavagnei*. — Œuf vu de profil.
× 100.

l'animal n'a pas de point de prédilection pour la piquer et déposer son œuf. Les larves sont attaquées à tout âge, cependant nous n'avons jamais vu de nymphes parasitées. Du fait que les larves jeunes peuvent servir de proie aussi bien que les larves âgées, on s'explique les différences considérables de taille constatées chez les imagos de l'Hyménoptère. Cette possibilité du dépôt de l'œuf à côté d'une larve occupant sa galerie

non agrandie enlève toute valeur, semble-t-il, à l'interprétation de SEURAT faisant intervenir le manque de place pour expliquer le parasitisme interne du *Dendrosoter protuberans* NEES.

L'œuf est d'un blanc laiteux, brillant, paraissant très faiblement granuleux aux forts grossissements. Allongé, légèrement courbé en arc, plus large à une des extrémités qu'à l'autre, il mesure



Fig. XXI. — Larve d'*Hypoborus ficus* couchée dans sa galerie et portant un œuf de *Sycosoter Lavagnei*.

300 μ de longueur sur 70 μ dans sa plus grande largeur et 45 μ dans sa plus petite. Le petit bout est faiblement arrondi, presque

tronqué; l'autre extrémité est munie d'un mamelon peu marqué (Fig. XX).

Il est couché sur la larve selon son grand axe, et repose le plus souvent sur sa partie convexe (Fig. XXI). Il est simplement déposé sur l'hôte sans aucune substance fixatrice; on peut donc très facilement l'en détacher en vue de l'étudier. Nous n'avons pas assisté à l'éclosion, les œufs se desséchant si l'écorce a été soulevée. Par contre nous avons pu observer de nombreuses larves. Nous décrirons une larve âgée sur le point de filer son cocon. Nous insisterons surtout sur l'appareil trachéen qui diffère sensiblement de celui étudié par SEURAT chez les Doryctides.

Cette larve mesure environ 1 mm. 1/2 de long sur 2/3 mm. de large. Elle est d'un blanc pur et luisante, entièrement glabre, apode et aveugle. Sa forme est celle d'un fuseau renflé dans son tiers antérieur, s'amincissant davantage vers la partie postérieure. Elle se montre légèrement courbée selon la face ventrale (Fig. XXVII).

On y distingue une tête suivie de treize segments. Ces derniers sont à peu près tous de même largeur, les trois premiers étant cependant plus grands et le dernier ou segment anal, beaucoup plus petit.

La tête, plus brillante que le reste du corps, est globuleuse. Elle porte la bouche dans sa partie inférieure et une paire de minuscules antennes sur la région frontale. Les antennes très écartées l'une de l'autre sont réduites à de petits épaissements chitineux discoïdes, à la surface desquels s'élèvent deux microscopiques boutons (Fig. XXII, *a*). La bouche est une fente peu large, limitée supérieurement par le labre et en bas par une pièce



Fig. XXII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Tête de la larve vue de profil : *a* : antenne; *e* : palpes labiaux; *g* : canal des glandes sericigènes; *i* : tube digestif; *l* : labium; *L* : labre; *m* : mâchoire et palpe maxillaire; *M* : mandibule.

résultant de la coalescence des mâchoires et du labium. Entre les deux se trouvent les mandibules peu proéminentes (Fig. XXII et XXIII, M). Le labre, de forme demi-circulaire présente latéralement deux lames chitineuses sur lesquelles s'appuie la partie supérieure des mandibules. Il porte deux impressions circulaires probablement terminaisons sensorielles (Fig. XXIV, Fig. XXII et XXIII, L). Les mandibules sont les seules pièces fortement chitinisées de l'armature buccale. Leur partie distale acérée,

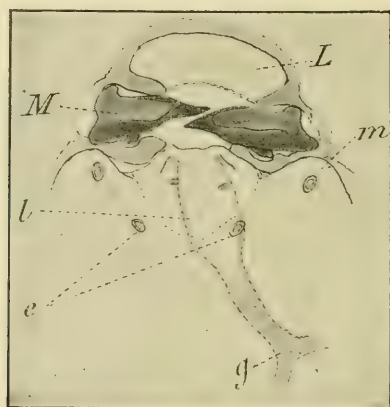


Fig. XXIII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Bouche de la larve vue de face (mêmes lettres que dans fig. XXII).

légèrement recourbée, évidée inférieurement, surmonte une base élargie. Elles s'articulent au moyen d'un petit condyle latéral sur les pièces dont nous allons parler.

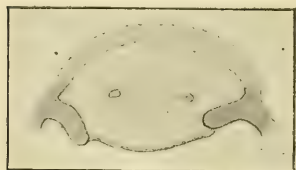


Fig. XXIV. — *Sycosoter Lavagnei*.
— Labre de la larve.

Au repos les mandibules sont croisées (Fig. XXII et XXIII, M). Les pièces sur lesquelles s'articulent les mandibules sont situées de part et d'autre de la partie inférieure de la bouche et sont coalescentes avec elle. Ce sont deux lames chitineuses irrégulièrement

découpées mais présentant toujours une concavité où se meut le condyle mandibulaire (Fig. XXVI, *b*). Elles se prolongent dans la tête, de même que les pièces homologues du labre avec

lesquelles elles s'unissent limitant ainsi latéralement la cavité buccale (Fig. XXII et XXIII), par des apodèmes sur lesquels viennent s'insérer de nombreux muscles. La portion inférieure de la bouche est une plaque pas plus fortement chitinisée que le reste du tégument céphalique. On peut y distinguer trois parties dont les deux latérales représentent ce que les auteurs ont convenu de considérer comme des mâchoires. Ces deux parties latérales portent deux paires de petits boutons limités par un bourrelet chitineux ovale que l'on peut interpréter comme des ébauches de palpes. Les deux supérieurs placés sur deux légers mamelons latéraux correspondraient aux palpes maxillaires (Fig. XXVI, *d*, Fig. XXII et XXIII, *m*). Les deux autres plus inférieurs et plus internes seraient les palpes labiaux (Fig. XXVI, *f*, Fig. XXII et XXIII, *e*), la partie médiane de cette région de la bouche représentant le labium (Fig. XXVI, *c*). Il n'y a pas de



Fig. XXV. — *Syco-*
soter Lavagnei. —
Mandibule de la
larve.



Fig. XXVI. — *Sycosoter Lavagnei*. — Région inférieure de la bouche de la larve ; *b* : pièces d'insertion des mandibules ; *c* : labium ; *d* : mâchoire et palp maxillaire ; *f* : palp labial ; *j* : canal des glandes sericigènes.

séparation entre ce qui semble être la base du labium et les mâchoires. Malgré la délimitation peu nette de ces diverses parties, leur existence est réelle. On connaît des larves de Bracônides où elles sont bien marquées ; par exemple la larve de *Dia-chasma crawfordi*, KEILIN et PICADO, figurée par KEILIN et PICADO,

fig. II ⁽¹⁾. Seule la portion supérieure du labium semble limitée par une suture pentagonale peu marquée (Fig. XXVI, *c*, Fig. XXII et XXIII, *l*). A l'intérieur de cette zone, on distingue deux marques circulaires analogues à celles du labre. Il en existe d'ailleurs d'autres plus petites sur tout le pourtour de la bouche (Fig. XXII, XXIII et XXVI). A la base du plancher de la bouche vient s'ouvrir le canal des glandes séricigènes (Fig. XXII et XXIII, *g* et Fig. XXVI, *j*). Ce canal renflé en ampoule dans sa position terminale est aminci dans le reste de son parcours qui, très vite, se subdivise en deux conduits plus étroits qui amènent la sécrétion des glandes à soie, tubes ondulés disposés de chaque côté de l'intestin. Ces conduits glandulaires sont renforcés par un épaississement interne spiralé comparable à celui des trachées et qui ne cesse qu'au niveau de l'ampoule (Fig. XXII et XXIII, *g*); c'est là une structure fréquente pour les canaux glandulaires des Arthropodes. De la bouche part le tube digestif (Fig. XXII, *i*) par un court pharynx muni d'un œsophage qui s'élargit considérablement pour donner un énorme estomac sacciforme et aveugle durant la plus grande partie de la vie larvaire.

L'intestin postérieur est représenté par un rectum appliqué dans sa partie antérieure à la face postéro-ventrale de l'estomac, et dans lequel débouchent les deux tubes de Malpighi. Il se termine par l'anus, large fente du dernier segment. Nous n'insistons pas sur le reste de l'anatomie de la larve qui est d'ailleurs conforme à ce que l'on connaît chez les larves de Braconides et nous passons tout de suite à l'étude de l'appareil respiratoire.

L'appareil trachéen (Fig. XXVII) se compose de deux troncs longitudinaux et latéraux symétriques s'anastomosant au niveau de la tête par une commissure passant au-dessus du pharynx et d'autre part par une commissure passant au-dessous du rectum entre le onzième et le douzième segment. De chaque tronc latéral se détachent les troncs stigmatiques allant aboutir aux stigmates qui sont placés plus dorsalement. Ces derniers sont au nombre de neuf paires. Les deux premiers sont thoraciques. L'un s'ouvre sur le bord antérieur du segment mésothoracique, le second est

(1) KEILIN, D. et C. PICARD, 1913. — Evolution et formes larvaires de *Dia-chasma crawfordi* n. sp., Braconide parasite d'une mouche des fruits (*Anastrepha striata* Schin.). — *Bull. Scient., France-Belgique*. T. XLVII.

métathoracique. Les sept suivants sont abdominaux et se suivent sans interruption sur les sept premiers segments, les trois derniers en étant dépourvus. Les six derniers stigmates sont semblables aux deux thoraciques. Le troisième ou premier stigmate abdominal est différent. Légèrement plus petit que les



Fig. XXVII. — *Sycosoter Lavagnei*. — Larve vue de profil après montage à la glycérine pour rendre apparent l'appareil trachéen.

autres il n'est pas dans le même alignement, mais plus dorsal. En outre il n'est pas fonctionnel. En effet la trachée qui lui correspond est très courte; elle semble pourtant être reliée à lui par une trachéole excessivement fine et vide d'air qu'il est très difficile de suivre sur tout son parcours, mais qui réapparaît plus nette en s'approchant du stigmate et jusqu'à lui (Fig. XXVIII). Les stigmates normaux sont constitués par un pérित्रème circulaire, orifice d'une sorte de court entonnoir au fond duquel s'ouvre la trachée. La trachée stigmatique est d'un diamètre à peu près égal à celui du tronc latéral trachéen à son point de départ. Elle s'amincit vers son milieu pour se boursoufler en trois ou quatre vésicules successives à la base de l'entonnoir stigmatique (Fig. XXIX). — Outre les troncs stigmatiques, il part du tronc principal généralement deux branches par segment, un tronc latéro-dorsal et un tronc latéro-ventral. Ils prennent leur origine

au même point que le tronc stigmatique ou dans son voisinage.



Fig. XXVIII. —
Sycosoter
Lavagnei. —
Larve : stig-
mate de la
3^e paire.

Parfois même le tronc latéro-dorsal est une bifurcation de la base du tronc stigmatique (Fig. XXIX). Il peut également y avoir deux troncs latéro-ventraux très voisins l'un de l'autre, dans un même segment. Les troncs latéro-dorsaux et latéro-ventraux se dirigent respectivement vers le dos et vers le ventre en se ramifiant peu abondamment. Il n'existe pas d'anastomoses entre les troncs latéro-ventraux d'un côté et leurs symétriques. La tête est irriguée par des trachées partant de la partie antérieure du tronc principal au niveau

de la commissure. Il en est de même des derniers segments. Le onzième segment présente cependant un tronc latéro-dorsal et un latéro-ventral bien nets (Fig. XXVII) ⁽¹⁾.

Cette structure, notamment en ce qui concerne les stigmates, diffère notablement de celle décrite par SEURAT chez le *Doryctes gallicus*. Chez cette espèce, il n'existe qu'un stigmate thoracique, sur le prothorax ; les huit autres stigmates sont abdominaux, le onzième segment en possédant un. LESNE ⁽²⁾ chez *Perilitus omophli* LESNE, dont la larve, il est vrai, vit à l'intérieur de l'hôte, décrit bien un stigmate mésothoracique, mais il est unique sur le thorax, les huit autres étant abdominaux. En outre, SEURAT, toujours pour *Doryctes gallicus*, fait s'anastomoser les troncs ventraux avec ceux du côté opposé alors que nous n'avons rien observé de semblable pour notre espèce. D'autre part, les trachées de la larve du *Sycosoter Lavagnei* sont beau-

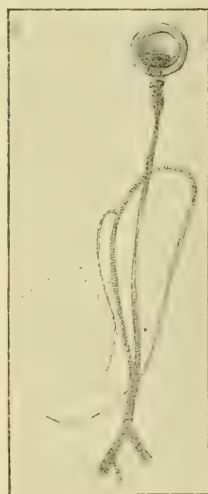


Fig. XXIX. — *Sycosoter*
Lavagnei. — Larve ; stig-
mate de la 8^e paire.

⁽¹⁾ La figure XXVII, faite à la chambre claire sur une préparation un peu compressée, ne représente pas toutes les branches latérales dans leur position exacte. Normalement, elles courent parallèlement aux sutures segmentaires.

⁽²⁾ LESNE, 1892. — Sur un Braconide du genre *Perilitus* NEES. — *Ann. Soc. Entom. France*, t. LXI.

coup moins richement ramifiées que chez l'insecte étudié par cet auteur.

SEURAT attache une grande importance à la disposition des stigmates pour la classification des larves d'Hyménoptères entomophages. Il conviendrait peut-être, avant d'être fixé sur l'intérêt de ces caractères, de faire l'examen d'un plus grand nombre de types larvaires. On ne peut s'empêcher d'être frappé en constatant des différences plus grandes, à ce point de vue, entre les larves de *Doryctes* et de *Sycosoter*, appartenant cependant à des groupes très voisins, qu'entre les larves de *Sycosoter* et celles des Chalcidiens, pourtant beaucoup plus éloignés.

La larve de *Sycosoter Lavagnei* est un parasite solitaire et externe. C'est un exemple de plus de ce mode de parasitisme qui, méconnu autrefois, apparaît comme de plus en plus fréquent à mesure que l'on étudie davantage les Braconides, et nous en sommes persuadés, sera démontré comme devant être la règle chez certains genres. Il doit être déterminé surtout par le mode de vie de l'hôte et se rencontre chez les parasites de larves bien protégées. Ainsi par exemple le *Bracon celer* SZÉPL., qui vit aux dépens du *Dacus oleæ* dans l'intérieur même de l'Olive, comme l'a montré SILVESTRI ⁽¹⁾; *Microbracon mellitor* SAY, de l'*Anthonomus grandis* BOH., dans le fruit du Cotonnier (PIERCE, 1908) ⁽²⁾; *Bracon Variator* NEES, parasite de divers insectes dans les capitules de Composées et *Bracon Rabaudi* PICARD, du *Lixus scabricollis* BOH. (PICARD et RABAUD, 1914) ⁽³⁾; *Bracon mavoritus* CRESS., dont les larves vivent sur les pupes de *Lixus scrobicollis* ⁽⁴⁾, et enfin *Oncophanes lanceolator* NEES, d'après RATZEBURG ⁽⁵⁾ rapportant une observation de BRISCHKE. Ce sont surtout les parasites des Xylophages qui se développent à l'extérieur de l'hôte. Citons entre autres : *Doryctes gallicus* REINH., parasite social des larves de *Callidium*, *Coloïdes Neesi* MARSH., parasite solitaire d'*Acan-*

(1) SILVESTRI (F.). 1914. — Viaggio in Eritrea per cercare parassiti della mosca delle olive. — *Boll. Labor. Zool. gener. e agraria. Portici*.

(2) PIERCE (W.-D.). 1908. — Studies of Parasites of the Cotton Boll Weevil. — *U. S. Dep. of Agr. Bureau of Entom. Bull. LXXIII*.

(3) PICARD (F.) et RABAUD (E.) 1914. — Sur le parasitisme externe des Braconides — *Bull. Soc. Entom. France*, 1914, p. 266.

(4) HOPKINS (A.-D.). 1892. — Some bred west Virginia Braconidae. — *Insect Life*, Vol. IV.

(5) RATZEBURG (J.-T.-C.). 1852. — Die Ichneumoniden der Forstinsecten in forstlicher und entomologischer Beziehung. Bd, 3-1852, p. 43.

thocinus edilis L. et de *Criocephalus rusticus* L. (SEURAT); *Cœloïdes initiator* F., de *Rhagium Indagator* F. (XAMBEU, 1898) ⁽¹⁾; *Cenocœlius rubriceps* PROV., de *Liopus cinereus* LEC. (CHITTENDEN, 1893) ⁽²⁾.

La jeune larve du *Sycosoter Lavagnei* perce la peau de sa victime en un point quelconque, à l'aide de ses mandibules (Fig. XXX et XXXI). Par cette fente elle aspire les humeurs de la larve du Coléoptère, les autres pièces buccales fonctionnant



Fig. XXX. — Larve d'*Hypoborus ficus* dans sa galerie, portant une jeune larve de *Sycosoter Lavagnei*.

comme suçoir. On peut voir par transparence à travers le tégument céphalique, le fluide nutritif s'écouler dans le pharynx. La larve grossit ainsi à mesure que l'autre se flétrit. Elle se tient immobile sur la larve de l'Hypobore sans jamais changer de place (Fig. XXXI). Toutefois son arrière-corps s'agite activement à toute excitation mais la tête ne lâche pas son point de fixation; trop dérangé cependant, le parasite abandonne sa proie et remis en place il ne s'y fixe plus; il se laisse tomber et pouvant de-

meurer plusieurs mois dans cet état, finit par périr d'inanition. Se vidant peu à peu, la larve du Scolytide cède ainsi sa place à celle du *Sycosoter* dans sa galerie. Finalement, la larve du parasite ayant atteint sa taille définitive, celle de l'Hypobore est réduite à une simple dépouille rejetée à un des bouts de la loge qui est limitée en arrière par les déjections du Xylophage. Elle est prête à filer son cocon. Ce stade, durant lequel la larve est toujours sensible aux excitations, paraît durer assez longtemps.

Vient ensuite le filage du cocon confectionné par les mandi-

⁽¹⁾ XAMBEU, 1898. — Mœurs et métamorphoses du *Cœloïdes initiator* F., — *Le Naturaliste*, juillet 1898.

⁽²⁾ CHITTENDEN (F.-H.), 1893. — Observations of some Hymenopterous parasites of Coleoptera. — *Insect. Life*, Vol. V.

bules au moyen de la sécrétion des glandes séricigènes s'ouvrant dans la bouche comme nous l'avons décrit. La dépouille de la proie reste en dehors du cocon ; on la trouve toujours appliquée à l'une de ses extrémités.



Fig. XXXI. — Larve d'*Hypoborus fuscus*, portant une larve âgée de *Sycosoter Lavagnei*.

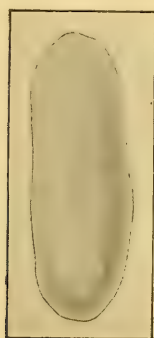


Fig. XXXII. — Cocon de *Sycosoter Lavagnei*.



Fig. XXXIII. — Cocon de *Sycosoter Lavagnei*, en place dans la galerie de l'hôte, après la sortie de l'imago.

Le cocon est blanc, cylindrique, arrondi aux deux bouts. Il a 1 mm. $\frac{1}{2}$ à 2 mm. de long et $\frac{2}{3}$ mm. à $\frac{3}{4}$ mm. de large (Fig. XXXII). Il est formé de filaments soyeux très fins dont la texture est fortement serrée. Son bout postérieur est engagé dans le boudin d'excréments de l'hôte (Fig. XXXIII). Une fois le cocon filé, la métamorphose suit assez rapidement (¹). Dans quelques cas rares, le parasite ne file pas de cocon ; c'est un

(¹) Nous parlons ici des larves de la génération d'automne. Celles issues des œufs pondus à l'automne et donnant des adultes au printemps ne se transforment en nymphe qu'à la fin de l'hiver.

accident déjà signalé chez la plupart des Braconides en tissant un. L'existence d'un cocon chez les Braconides paraît donc générale; le seul exemple connu de nymphose normalement à nu est celui signalé par l'un de nous (PICARD 1916) ⁽¹⁾ chez *Bracon Rabaudi* PICARD de *Lixus scabricollis* BOH.

La nymphe est blanchâtre et n'exige pas de description détaillée. Les organes de l'adulte s'y trouvent repliés et la tarière est recourbée vers la partie dorsale. Il-y a des nymphes ailées et des nymphes aptères, ce qui montre bien que l'aptérisme des adultes n'est pas secondaire.

Dans le cocon la nymphe est orientée indifféremment la tête tournée vers l'extrémité de la galerie ou vers le boudin d'excréments, mais elle est toujours couchée sur le dos. Cette position facilite le travail de sortie de l'imago (Fig. XXXIII).

(1) PICARD, F. 1916. — Le *Cleonus mendicus* et le *Lixus scabricollis* curculionides nuisibles à la betterave. — *Annales des Epiphyties*. T. II.

Jean MASSART

Professeur à l'Université de Bruxelles

SUR LA POLARITÉ DES ORGANES VÉGÉTAUX

SOMMAIRE

I. LA PRÉSENCE ET L'ABSENCE DE LA POLARITÉ.

La notion de la polarité en biologie.

Observations montrant l'absence de polarité.

La méthode employée.

1. Tiges avec polarité gemmaire et polarité radiculaire.

2. Tiges sans polarité gemmaire mais avec polarité radiculaire.

3. Tiges avec polarité gemmaire mais sans polarité radiculaire.

Le cas des *Opuntia*.

4. Tiges sans polarité gemmaire et sans polarité radiculaire.

Les résultats de ces expériences.

II. LE CONFLIT DES DIVERS EXCITANTS.

Conflit de la polarité avec les excitants externes.

La polarité l'emporte.

Un excitant externe l'emporte.

Conflits entre les excitants externes.

La méthode employée.

Les résultats de ces expériences.

I. — LA PRÉSENCE ET L'ABSENCE DE LA POLARITÉ

Quand on bouture un rameau de Saule, les racines naissent toujours à l'extrémité proximale, tandis que les bourgeons qui se développent sont ceux de l'extrémité distale. Cette localisation reste immuable, même si par mégarde la bouture est enfoncée en terre la tête en bas.

La différenciation du bout produisant les racines et du bout produisant les tiges a été comparée à la polarité du barreau aimanté. De même qu'en cassant un barreau aimanté, on obtient deux barreaux semblables, chacun avec sa double polarité, de même il suffit de couper par le milieu un rameau de Saule pour faire naître un nouveau pôle gemmaire en haut de la moitié proximale qui avait déjà un pôle radiculaire, — et un pôle radiculaire au bas de la moitié distale, qui avait déjà un pôle gemmaire.

La notion de polarité a été introduite en biologie par G. J. ALLMAN, en 1864 (*Report of the British Association for the Advancement of Science, 1864*). Depuis lors divers zoologistes et botanistes s'en sont occupés. Contentons-nous de citer parmi les premiers MM. Jacques LOEB et H. DRIESCH; parmi les seconds, MM. H. VÖCHTING et J. JANSE.

La polarité est tellement répandue parmi les végétaux qu'on en arrivait à admettre implicitement son universalité. Pourtant certains faits d'observation courante montrent que la formation des racines n'est pas toujours limitée au bout proximal. Tout le monde a pu remarquer que les longs rameaux flexibles des Ronces (p. ex. *Rubus fruticosus*) finissent par retomber par terre, et qu'ils s'enracinent alors à leur extrémité distale, c'est-à-dire à celle qui est opposée au pôle radiculaire habituel.

Depuis que je profite de l'hospitalité du laboratoire et des collections de la Villa Thuret, à Antibes, j'ai eu très souvent l'occasion de voir l'enracinement de fragments de plantes grasses, tombés par terre. Les plus fréquentes de ces boutures accidentelles sont les raquettes d'*Opuntia*. On y voit nettement que la production des racines n'est en aucune façon conditionnée par une polarité interne, mais qu'elles percent toujours au point où la raquette touche le sol; il en est autrement pour les nouveaux rameaux: les bourgeons qui se développent sont exclusivement ceux de l'extrémité distale.

Mes expériences portent sur une trentaine d'espèces. Mais près des deux tiers se laissent bouturer trop difficilement et n'ont pas donné de résultats probants. — Le dispositif expérimental est très simple. En janvier 1917, des boutures de tiges furent mises en terre de trois façons (fig. 1 à 4): *a*) piquées en terre par leur bout proximal; *b*) piquées en terre par leur bout distal; *c*) couchées horizontalement sur le sol par toute leur longueur.

Les figures 1 à 4 représentent schématiquement les résultats.

1. Tiges avec polarité gemmaire et polarité radiculaire; par exemple *Rosa indica*, *Salix viminalis*, *Mühlenbeckia platyclados*, *Sempervivum dendroides*. — *a*) Les boutures verticales, mises en terre par le bout proximal, produisent des racines en bas et des rameaux en haut. — *b*) Les boutures verticales, mises en terre par le bout distal, donnent des ébauches de racines, bientôt desséchées, au pôle proximal (en haut); quelques bour-

geons commencent à se développer près du bout distal, mais n'étant pas nourris, ils se sont également desséchés. On voit donc que la circulation de la sève se fait mal du bout distal vers le bout proximal. — c) Les boutures horizontales donnent des racines sur la face inférieure du bout proximal, et des rameaux sur la face supérieure du bout distal.

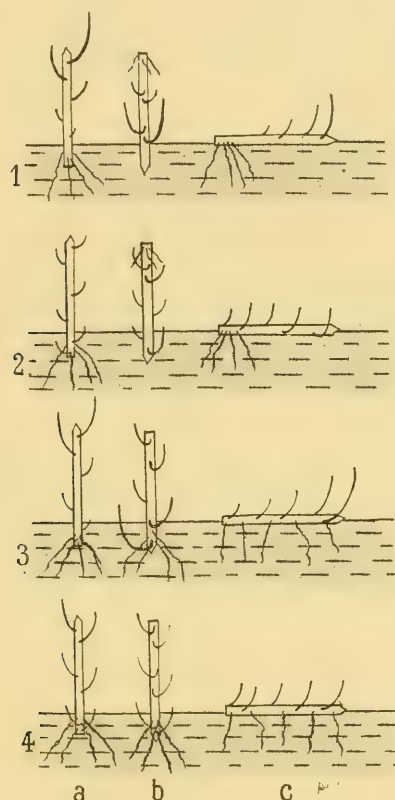


Fig. 1 à 4. — Boutures faites de trois façons différentes. 1. *Rosa indica*. 2. *Kleinia Anteuphorbium*. 3. *Rosa arvensis*. 4. *Aloë frutescens*.

2. Tiges sans polarité gemmaire, mais avec polarité radicaire ; par exemple *Kleinia Anteuphorbium*. — a) Les boutures verticales, mises en terre par le bout proximal, donnent des racines au bout proximal ; les rameaux se produisent en des points quelconques. — b) Les boutures verticales, mises en terre par le bout distal, donnent des ébauches de racines au bout

proximal; des rameaux, bientôt arrêtés dans leur croissance, naissent tout le long de la tige. — *c*) Les boutures horizontales donnent des rameaux à la face inférieure du bout proximal et des rameaux tout le long de la tige, à la face supérieure.

3. **Tiges avec polarité gemmaire, mais sans polarité radiculaire**, par exemple *Rosa arvensis*, *Rubus caesius*, *Jasminum nudiflorum*, *Cereus hamatus*, *Opuntia div. sp.* — *a*) Les bou-

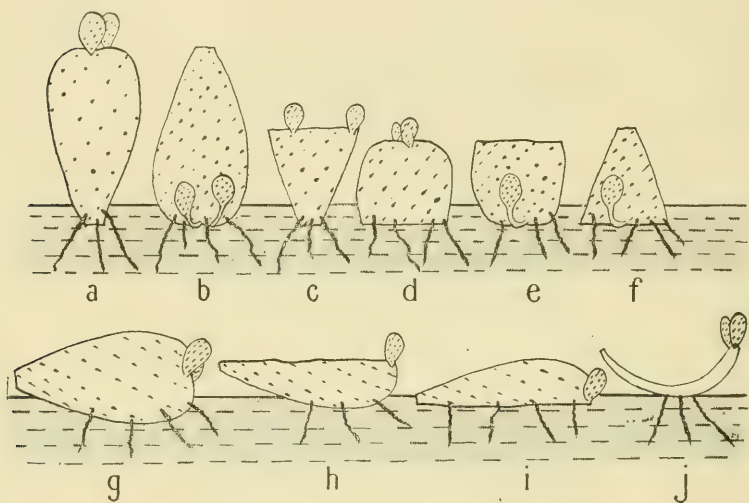


Fig. 5. — Raquettes d'*Opuntia tomentosa*, bouturées de diverses façons.

tures verticales, mises en terre par le bout proximal, donnent des racines au bout proximal et des tiges au bout distal. — *b*) Les boutures verticales, mises en terre par le bout distal, donnent à la fois des racines et des rameaux au bout distal. — *c*) Les boutures horizontales donnent des rameaux surtout près du bout distal, et des racines sur la face inférieure de toute la bouture, mais surtout aux deux extrémités.

Des boutures plus longues, courbées en demi cercle et piquées en terre à la fois par le bout proximal et par le bout distal, toute la partie moyenne étant dans l'air, donnent des racines aux deux bouts, mais les rameaux ne naissent que près du bout distal.

Un cas très particulier est celui des *Opuntia* à raquettes, p. ex. *O. tomentosa* (fig. 5).

a) Des raquettes entières, piquées en terre par le bout proximal, donnent des racines au bout proximal; de nouvelles raquettes naissent aux dépens des bourgeons situés le plus près du sommet.

b) Des raquettes entières, piquées en terre par le bout distal, donnent des racines à cette extrémité, et c'est là aussi, sous terre, que des rameaux naissent aux dépens des bourgeons les plus proches du sommet.

c) Quand on pique en terre, par son bout proximal, la moitié proximale d'une raquette, des racines naissent au bout proximal et des rameaux au bout distal.

d) Même résultat quand c'est la moitié distale qui est enfoncée en terre par le bout proximal.

e) La moitié distale, mise en terre par son bout distal, produit sous terre à la fois des racines et des rameaux.

f) Même résultat pour la moitié proximale enfoncée en terre par son bout distal.

g) Une raquette entière, enfoncée dans la terre par un de ses bords, de telle façon que son plan soit vertical, et son axe horizontal, produit des racines le long de l'arête mise en terre et des rameaux près du sommet.

h) Même résultat, quand on met en terre, de la même façon, la moitié d'une raquette coupée longitudinalement.

i) Même résultat, quand la demi-raquette est mise en terre par la surface de section : les racines naissent sous terre.

j) Une raquette entière, posée à plat sur le sol, commence par se courber de telle façon que sa face inférieure, obscurcie, devienne fortement convexe, et la face supérieure, éclairée, concave. La courbure est surtout prononcée dans le sens longitudinal (parallèle à l'axe de la raquette), mais elle se produit aussi dans le sens transversal; il en résulte que non seulement les deux bouts, mais aussi les bords, se courbent vers le haut, et que la raquette ne touche plus le sol que par la portion médiane de sa face inférieure : c'est en ce point que naissent les racines. Quant aux nouvelles raquettes, elles proviennent, comme toujours, des bourgeons voisins du sommet.

4. Tiges sans polarité gemmaire et sans polarité radiculaire, par exemple *Aloë frutescens* (voir figure 4). — a) Les bou-

tures verticales, mises en terre par le bout proximal, donnent des racines au bout proximal, et des rameaux sur toute la longueur de la tige. — *b*) Les boutures verticales, mises en terre par le bout distal, forment des racines au bout distal, et les rameaux naissent partout. — *c*) Les boutures horizontales donnent des racines sur toute la face inférieure, et des rameaux sur toute la face supérieure.

Tirons quelques conclusions de cette première série d'expériences.

1° La polarité des tiges est loin d'être uniforme : une des polarités, gemmaire ou radiculaire, peut manquer, sans que l'autre soit aucunement atténuée ; elles peuvent aussi manquer toutes les deux.

2° D'une manière générale, la localisation des rameaux est moins strictement limitée que celle des racines.

3° La polarité radiculaire ne se manifeste pas seulement par la localisation des nouvelles racines, mais aussi par la facilité avec laquelle se font l'absorption et la circulation de la sève : dans les tiges pourvues de polarité radiculaire, le liquide extérieur est absorbé aisément par la surface de section du bout proximal, pour passer de là vers le bout distal, tandis que dans le sens inverse, l'absorption et la transmission sont très imparfaites. Il en résulte que chez *Rosa indica* et *Kleinia Anteuophor-bium*, des boutures plantées la tête en bas se dessèchent bientôt. Au contraire, les tiges sans polarité radiculaire peuvent être facilement bouturées à l'envers.

4° La perte de la polarité radiculaire est en relation avec le mode de vie de la plante. Les espèces à longs rameaux décombants s'étendent rapidement par marcottage naturel ; mais celui-ci n'est possible que si les tiges s'enracinent par leur bout distal. Instructive est à ce point de vue la comparaison de *Rosa indica* à tiges dressées, avec polarité radiculaire, et *Rosa arvensis*, à tiges souples et retombantes, sans polarité radiculaire. Chez les *Opuntia*, la courbure convexe que subit la face inférieure des raquettes tombées par terre, rendrait presque impossible leur enracinement, si les racines ne naissaient qu'au bout proximal (fig. 5 j).

II. — LE CONFLIT DES DIVERS EXCITANTS

Quand une bouture habituelle, par exemple de *Rosa indica*, est piquée en terre par son bout proximal, tout concourt à faire naître les racines à cette extrémité : la polarité, la position basse, l'obscurité et l'humidité ; tandis qu'à l'autre bout sont réunis tous les facteurs qui déterminent la production de rameaux : la polarité, la position haute, la lumière et la sécheresse.

Demandons-nous maintenant ce qui se passera si nous mettons l'excitant interne (polarité) et les excitants externes (pesant-eur, éclaircissement, degré d'humidité) en opposition les uns avec les autres.

Les expériences précédentes nous ont déjà renseigné sur le conflit de la polarité avec les excitants externes : la polarité l'emporte sur ses concurrents, même lorsqu'ils sont groupés tous en un même point. Ainsi, quand une bouture de *Rosa indica* est mise en terre la tête en bas (fig. 1 *b*), l'influence simultanée de la position basse, de l'obscurité et de l'humidité ne réussit pas à faire naître des racines au bout distal.

Toutefois il serait inexact de dire que c'est toujours la polarité qui a le dessus. Voici une expérience que j'ai faite d'abord à Buitenzorg (Java) et répétée depuis lors au Jardin Botanique de Bruxelles. Prenons un Caféier, par exemple *Coffea arabica*, qui a poussé dans sa position naturelle, et enlevons-lui le sommet de la tige verticale. On sait que chez cette plante, les tiges verticales se forment aux dépens de certains bourgeons axillaires spéciaux. Or les bourgeons qui se développent sont toujours ceux du bout supérieur, c'est-à-dire distal. Mais si on couche la plante horizontalement aussitôt après la décapitation, on voit pousser les bourgeons situés le plus bas possible, tout près de terre. Mieux encore, si on fait tourner le Caféier sur le clinostat, sans lui faire subir aucune amputation, la croissance du sommet de la tige s'arrête et de nouvelles tiges se forment tout contre terre.

Deux faits intéressants se dégagent des expériences sur le Caféier : 1° Dans les conditions normales, — c'est-à-dire quand la tige est verticale, — la polarité, qui tendrait à faire naître les nouvelles tiges près du bout proximal, est vaincue par un

excitant externe, la pesanteur. 2° Chez le Caféier, la polarité gemmaire et la polarité radiculaire sont localisées toutes deux au bout proximal de la tige : celle-ci est unipolaire, non bipolaire.

Revenons à nos expériences de bouturage et examinons l'influence de chacun des facteurs externes, mis en conflit avec les deux autres.

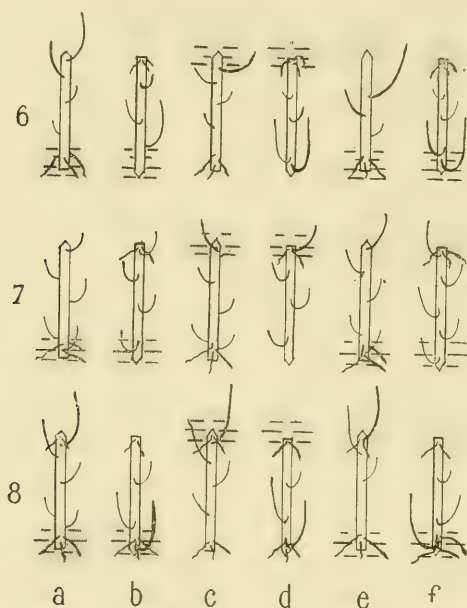


Fig. 6, 7, 8. — 6. *Rosa indica*. — 7. *Kleinia Anteuophorbium*. — 8. *Rosa arvensis*. — Chaque espèce est bouturée de six façons différentes.

Les expériences étaient faites dans des tubes de verre ; elles étaient de six sortes (fig. 5, 6, 7, a à f).

a) Le bout proximal en bas ; l'humidité et l'obscurité en bas.

b) Le bout proximal en haut ; l'humidité et l'obscurité en bas.

Ces deux premières séries correspondent à ce qui avait été fait antérieurement (fig. 1 à 4, a, b), et ne servaient guère qu'au contrôle.

c) Le bout proximal en bas ; l'humidité et l'obscurité en haut.

d) Le bout proximal en haut ; l'humidité et l'obscurité en haut.

Dans les expériences *a, b, c, d*, l'humidité et l'obscurité étaient obtenues par une pelote de mousse humide liée autour d'une des extrémités de la bouture.

e) Le bout proximal en bas ; l'obscurité seule en haut ; l'humidité seule en bas.

f) Le bout proximal en haut ; l'obscurité seule en haut ; l'humidité seule en bas.

Dans les expériences *e* et *f*, l'obscurité était obtenue en liant un papier autour de l'extrémité supérieure de la bouture ; l'humidité, en plongeant le bout inférieur dans l'eau.

Pour compléter la série d'expériences il aurait aussi fallu une série avec l'humidité seule en haut, et l'obscurité seule en bas. Mais sa réalisation était trop compliquée, et j'y ai renoncé.

Les trois espèces essayées sont *Rosa indica*, *Kleinia Antephorbium* et *Rosa arvensis*. J'aurais voulu essayer aussi *Aloë frutescens*, mais les tiges de cette espèce sont trop grosses et ne se prêtent pas à des expériences de ce genre.

Les figures 6, 7, 8, résument les résultats, et il y a peu de chose à y ajouter.

Nulle part l'humidité n'empêche la production de rameaux (fig. 6 *f*, 7, 8 *b, c, f*).

L'obscurité empêche la production de rameaux chez *Rosa indica* (fig. 6 *c, e*), mais non chez les autres espèces (fig. 7, 8 *b, c, e*).

Chez *Rosa arvensis* les racines ont une tendance marquée à naître en même temps aux deux extrémités de la bouture, même lorsque, à l'un des bouts, n'existe aucun facteur adjuvant (fig. 8 *b*).

Il semblerait donc que cette espèce, tout en n'ayant pas la polarité radiculaire (fig. 3), possède néanmoins un certain facteur interne à action centrifuge.

PLANCHE V.

PLANCHE V

Larves de *Phormia azurea* FALL, en cours de succion expérimentale
Les figures 1 et 2 représentent les larves piquant un jeune moineau
anesthésié à l'éther.

La figure 3 montre un groupe de larves en succion sur le bras.

Sub-grandeur naturelle.



1.



2.



3.

Phormia azurea

